Die weiblichen Fortpflanzungsorgane des Karpfens CYPRINUS CARPIO L.

Makroskopische Anatomie, metrische Untersuchungen und Histologie

---

von

Hanspeter Brunhübner

aus Nürnberg

1967

1967 № 314

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41535706_0006

Die weiblichen Fortpflanzungsorgane des Karpfens CYPRINUS CARPIO L.

Makroskopische Anatomie, metrische Untersuchungen und Histologie

Der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg
zur
Erlangung des Doktorgrades

vorgelegt von
Hanspeter Brunhübner
aus Nürnberg

Als Dissertation genehmigt von der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Erlangen-Nürnberg.

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Tag der mündlichen Prüfung: 24. Mai 1967

Dekan: Universitätsprofessor Dr. K. Brodersen

Berichterstatter: Universitätsprofessor Dr. W. Wunder

Berichterstatter: Universitätsprofessor Dr. H.-J. Stammer

INHALTSVERZEICHNIS

EINLEITUNG 1

MATERIAL UND METHODE 3

A. MAKROSKOPISCHE ANATOMIE DES OVARS 5

I. Historischer Rückblick 5

II. Entstehung und Bau der weiblichen Keimdrüse 9

III. Die Gestalt des Ovars bei den einzelnen Altersklassen 16

IV. Morphologische Sonderfälle 24

V. Der laichreife Karpfen 29

B. METRISCHE UNTERSUCHUNGEN 41

I. Allgemeine Betrachtungen 41

II. Die einzelnen Altersklassen 42

III. Diskussion der Ergebnisse 46

IV. Morphologische Sonderfälle 50

V. Die Fruchtbarkeit des Karpfens 51

C. MIKROSKOPISCHE ANATOMIE DES OVARS 55

I. Neuere Arbeiten 55

II. Allgemeiner Überblick 56

III. Frühentwicklung und Chromosomenverhältnisse 57

IV. Die einzelnen Phasen der Eibildung 60

V. Histologie der einzelnen Altersstufen 73

VI. Rückblick 83

D. HISTOLOGISCHE UNTERSUCHUNG EINES KARPFEN-ZWITTERS 84

I. Zwittertum bei Fischen allgemein 84

II. Zwittertum beim Karpfen 85

ZUSAMMENFASSUNG 88

LITERATURVERZEICHNIS 90

EINLEITUNG

Neben anderen Süßwasserfischen wie Aal und Forelle hat der Karpfen als Nutzfisch wohl die größte Bedeutung. Weltweit verbreitet findet er sich nicht nur in den großen Strömen, sondern auch in den größten Binnenseen der Erde. Die Zuflüsse des Mittelmeeres, aber auch Donau, Weichsel, Dnjepr, Wolga, Amur sind ebenso sein Lebensraum wie das Kaspische Meer oder der Aralsee.
Daneben spielt jedoch vor allem die Teichwirtschaft in eigens dafür angelegten Fischteichen die größte wirtschaftliche Rolle, weil dadurch eine gezielte Zucht nach verschiedenen Gesichtspunkten (Gestalt, Beschuppung, Größe, Gewicht usw.) möglich ist. In Asien wird selbst in Reisfeldern nebenher noch Karpfenzucht betrieben.
In den Jahren 1958 bis 1963 betrug die Jahresweltproduktion an Karpfen durchschnittlich 260 tausend Tonnen! Sicher wird die wirtschaftliche Bedeutung des Karpfens noch zunehmen. Klimatisch günstig gelegene Länder, wie z.B. Ägypten oder Syrien stehen erst am Anfang ihrer teichwirtschaftlichen Entwicklung.
In Rußland ist man bemüht winterharte Stämme zu züchten. Die Grenzen der Verbreitung liegen dort heute bereits bei 60 Grad nördlicher Breite, also auf der Höhe von Leningrad.
Auf Grund dieser Tatsachen ist es erstaunlich, daß ein Fisch von dieser Bedeutung und kosmopolitischen Verbreitung nicht in allen Einzelheiten wissenschaftlich untersucht und beschrieben ist.
An monographischen Arbeiten liegen bis jetzt vor:
Von KLUST (1940) eine Arbeit über den Darm, von AMLACHER (1954) und MEIER (1961) über die Leber, von REICHLE (1959) Untersuchungen über die Niere, von TOPF (1953) über die Blutbildung, von HÜBNER (1961) über die Wirbelsäule und

von KÖPPL (1955) schließlich eine Arbeit über die männlichen Fortpflanzungsorgane des Karpfens.
Keine geschlossene Arbeit liegt jedoch über die weiblichen Fortpflanzungsorgane vor.
In einer Reihe von Arbeiten wird dieses Thema angeschnitten oder nur sehr kurz und einseitig behandelt. Lediglich über die Oogenese finden sich in der Literatur brauchbare Unterlagen.
Mit dieser Arbeit soll deshalb ein Beitrag zur genaueren Kenntnis des Karpfenovars geliefert werden und zwar sowohl in makroskopischer und mikroskopischer (histologischer) Betrachtung, als auch hinsichtlich der relativen bzw. absoluten Maße und Gewichte, da hier der wirtschaftliche Faktor eine Rolle spielt. Außerdem wird der Versuch unternommen, Angaben über die Fruchtbarkeit des Karpfens zu machen.
Physiologische Fragen werden nur in dem Maße behandelt, als sie das vorliegende Thema direkt betreffen.

An dieser Stelle möchte ich meinem hochverehrten Lehrer Prof. Dr. W. Wunder für die Überlassung dieser Arbeit und die großzügige Unterstützung in jeder Hinsicht dabei danken. Auch die Überlassung von Material aus früheren Jahren war mir eine große Hilfe.
Gleichfalls bin ich Prof. Dr. H.-J. Stammer für das mir entgegengebrachte Wohlwollen zu Dank verpflichtet.
Dr. Matthes und Dr. Osche möchte ich für Anregungen danken.
Herrn Rosenbauer schulde ich Dank für die Ausführung der photographischen Arbeiten.

MATERIAL UND METHODE

Zur Untersuchung gelangten Fische aller Altersklassen, von vorgestreckter Karpfenbrut (K_v) bis zum sechssömmerigen Karpfen (K_6). In Zweifelsfällen erfolgte die Bestimmung des Alters nach Spiegelschuppen.
Das Material stammte zum größten Teil aus Teichwirtschaften des Bundesgebietes, vor allem aus dem Aischgrund und der Oberpfalz. Die Fische wurden entweder direkt von den Teichwirten oder über den Fischhandel lebend bezogen. Daneben konnten auch die Verhältnisse bei Fischen aus jugoslawischen und französischen Teichwirtschaften geprüft werden.
Außerdem war es möglich, die Unterlagen bereits untersuchter Fische früherer Jahre mitzuverwenden, so daß sich das Material auf die Jahre 1951 bis 1965 einschließlich erstreckte.
Insgesamt wurden 441 Fische folgender Altersstufen untersucht:

K_v	40
K_1	55
K_2	125
K_3	108
K_4	95
K_5	11
K_6	7
	441

Von den 441 Fischen waren 401 Rogner. Bei der vorgestreckten Karpfenbrut (K_v) ist eine Unterscheidung des Geschlechtes kaum möglich. Diese Altersstufe wurde untersucht, um Klarheit über die Anlage der Geschlechtsorgane zu erhalten. Beim K_1 erfolgte die Bestimmung histologisch. Alle übrigen Altersstufen lassen sich bereits bei makroskopischer Betrachtung einem der beiden Geschlechter zuordnen.

Nach dem Abtöten der Fische wurden folgende Messungen vorgenommen:

Länge des Fisches mit Schwanz (total)
Gewicht des Fisches
Gewicht der Eingeweide
Gewicht der Ovarien (rechts und links)

Die Organe der ventral geöffneten Leibeshöhle wurden in situ photographiert. Nach dem Entfernen der übrigen Eingeweide erfolgten Aufnahmen der Keimdrüse in schwarzweiß und farbig. Wo es nötig erschien, wurde die herauspräparierte Gonade nochmals allein im Bilde festgehalten. Um die Verhältnisse klar zu zeigen entstanden durch Kombination von Original, Photo und Diapositiv in maßstabsgetreuer Ausfertigung die Abbildungen des Ovars in den einzelnen Altersstufen.

Zur weiteren Untersuchung wurden die Ovarien fixiert. Als günstige Fixierungsmittel erwiesen sich Formol und Bouin.

Um histologische Fragen zu klären, kamen allgemein übliche Methoden zur Anwendung. Nach dem Einbetten in Paraffin wurden Schnittserien mit einem Schlittenmikrotom angefertigt. Die Schnittdicke betrug 5 bis 15 μ.

Bei den angewandten Färbemethoden zeigte es sich, daß Färbungen mit Hämatoxylin nach Delafield und Eosin die besten Ergebnisse bringen.

Die Einbettung erfolgte in Canadabalsam. Die Schnittpräparate wurden dann bei verschiedenen Vergrößerungen im Mikroskop betrachtet, photographiert und gezeichnet. Für einige am Rande durchgeführte Untersuchungen wurde eine der speziellen Fragestellung angepaßte Methode benutzt, die in dem jeweiligen Abschnitt erläutert wird.

A. MAKROSKOPISCHE ANATOMIE DES OVARS

I. Historischer Rückblick

1758 erhielt der Karpfen von Linné seinen wissenschaftlichen Namen: Cyprinus carpio L.
Allerdings war der Karpfen auch zu jener Zeit schon lange bekannt, wenn auch in den einzelnen Ländern unter Trivialnamen.
Wissenschaftliche Untersuchungen über einzelne Organe und deren Funktion wurden damals nicht durchgeführt. Meist erschöpften sich die Arbeiten mit der Beschreibung der betreffenden Tierart, ihrer Lebensweise und ihrer nutzbringenden Verwendung. Im 18. und 19. Jahrhundert sind deshalb direkte Angaben über die Gonaden des Karpfens selten. Sie erscheinen im Rahmen von Arbeiten, die sich mit der Morphologie der Geschlechtsorgane der Fische auf breiterer Basis auseinandersetzten. Die wertvollsten Arbeiten in dieser Richtung sollen kurz aufgeführt werden, da sie Vergleichsmöglichkeiten bieten.
Das erste Buch über Karpfenzucht schrieb der Bischof JANUS DUBRAVIUS 1547.
Erst viel später, 1792 beschäftigte sich CAVOLINI erstmals mit der gröberen Anatomie des Fischkörpers.
Die bedeutendsten Erkenntnisse jener Zeit stammten von RATHKE (1824). Seine Untersuchungen waren von außerordentlicher Klarheit und trafen das Wesentliche.
Neben einer genauen Anatomie der Geschlechtsorgane stellte er auch Eierstockstypen für die verschiedensten Fische auf. Dabei unterschied er zwischen juvenilem und adultem Tier. Ebenso beschäftigte er sich mit der Anordnung des Eierstockparenchyms. Auch die Entdeckung des Ovarialkanals geht auf ihn zurück.

In vielen Arbeiten der Folgezeit finden sich seine Ergebnisse, wenn auch etwas abgewandelt und geringfügig erweitert, wieder.
Zeitlich gesehen folgt auf RATHKE im Jahre 1826 TREVIRANUS. Seine Untersuchungen beschränken sich auf Cyprinus Brama.
Die Arbeiten von CUVIER und VALENCIENNES (1828) und von MÜLLER (1830) brachten nichts Neues.
Eine gute und genaue Beschreibung des Hodens und des Eierstocks gab PREVOST (1830).
1845 beobachteten AGASSIS und VOGT die Spermatozoenbildung und die Abstoßung des reifen Eies bei Salmoniden.
Eine Vervollständigung der Ergebnisse von RATHKE brachten die Arbeiten von HYRTL (1850). Er behandelte die Urogenitalorgane verschiedener Fische und nahm auch auf Asymmetrien bei der Ovarbildung Rücksicht. Die Beschreibung erstreckte sich außerdem auf Ausführungsgänge und besondere Hilfsapparate zur Kopula.
Anatomische Angaben über die Ovarien seltener Fische gab im gleichen Jahr COSTA.
Das Werk von LEREBOULLET (1851) hatte sich zur Aufgabe gemacht, aus jeder Wirbeltierklasse einen typischen Vertreter zu behandeln. Von den Fischen wurde der Hecht ausgewählt. Außer einer guten Beschreibung der Kloake waren die Beobachtungen manchmal ungenau.
1854 gab STANNIUS eine Zusammenfassung der bisherigen Erfahrungen. Auch einige neue Beobachtungen waren darunter, z.B. der Nachweis eines Flimmerepithels auf der Bauchhöhlenfläche des Hechtovars.
Den Karpfen als Untersuchungsobjekt wählte sich MARTIN-SAINT-ANGE (1854). Neben guten Abbildungen ist die Arbeit jedoch unkorrekt und deshalb unbrauchbar.
Mit dem Zwittertum bei den Serraniden setzte sich 1856 DUFOSSE auseinander.
LEYDIG gelang 1857 der Nachweis glatter Muskeln in der

Hülle und im Stroma des Eierstocks, ebenso wie des Flimmerepithels im Tubarkanal.
Die Arbeit von VOGT und PAPPENHEIM bringt nichts wesentlich Neues.
1870 erschien das vielbeachtete Werk von WALDEYER. Eine Fülle von Einzelheiten wurden beschrieben, die z.T. heute noch Gültigkeit haben.
Allerdings waren auch manche Beobachtungen unrichtig.
Ebenfalls Beachtung verdienen die Untersuchungen von HIS. Er beobachtete die Veränderungen des Eierstocks über eine längere Zeitspanne und berichtete über das Stroma des Eierstocks und das Follikelepithel des Karpfens.
SYRSKI (1876) entdeckte neue hermaphroditische Fischarten und beschäftigte sich auch mit dem Problem der transitorischen Intersexualität.
Eine weitere wichtige Arbeit ist die von BROCK (1878). Ausführlich und genau wurden die Geschlechtsorgane von 57 Fischarten, darunter auch vom Karpfen untersucht.
1887 bearbeitete CUNNINGHAM die Entwicklung des Oviduktes bei den Teleosteern.
JÜNGERSEN schrieb 1889 seine Entwicklungsgeschichte der Teleosteergonaden und versah sie mit anschaulichen Abbildungen.
Zu Beginn dieses Jahrhunderts stellte HALLER (1905) in seiner Arbeit über den Ovarialsack verschiedene Typen auf. Die Anordnung der ovarialen Verhältnisse bei den Salmoniden hält er z.B. für primär.
Auch FELIX und BÜHLER (1906) beschäftigten sich mit der Morphologie der Ovarien bei verschiedensten Fischfamilien, u.a. mit der des Karpfens.
Viele Erkenntnisse beider Arbeiten sind heute noch gültig und werden an entsprechender Stelle erwähnt.
1913 diskutiert LICKTEIG die Ergebnisse früherer Arbeiten und liefert neue Beiträge.

Ein Standartwerk über Geschlecht und Geschlechter des gesamten Wirbeltierreiches schrieb MEISENHEIMER (1921 und 1930). Auch Hermaphroditismus und Intersexualität werden nicht außer acht gelassen.
EGGERT behandelt 1931 monographisch die Geschlechtsorgane der Gobiiformes und Blenniiformes.
Sehr ausführlich sind die Untersuchungen von BROEK (1933) über Gonaden und Ausführungsgänge.
WUNDER liefert 1936 erstmals genaue Angaben über das Gewicht von Milch und Rogen bei verschieden alten Karpfen, sowie über die Physiologie der Fortpflanzung und Entwicklung. 1949 geht WUNDER auf Probleme ein, welche den Einfluß der Umwelt auf den Karpfen betreffen (Nahrung, Temperatur). Auch das verschiedene Wachstum von Milchner und Rogner und seine Bedeutung für die Zucht werden aufgezeigt. 1953 beschäftigt sich WUNDER mit der Regeneration innerer Organe (Hoden, Ovar, Milz) beim Karpfen.
KÖPPL liefert 1955 eine Monographie über die männlichen Fortpflanzungsorgane des Karpfens.
Arbeiten aus allerjüngster Zeit über das Ovar der Teleosteer stammen von GERARD (1958) und von SUWOROW (1959).
SCHÄPERCLAUS (1961) behandelt in seinem teichwirtschaftlichen Lehrbuch auch ausführlich den Karpfen.
Eine moderne, übersichtliche Zusammenfassung über Verbreitung, Körperbau, Lebensweise, Verhalten, Zucht und Fang des Karpfens gibt STEFFENS 1962.

II. Entstehung und Bau der weiblichen Keimdrüse

1.) Kurze Entwicklungsgeschichte

Um das Verständnis für die Verhältnisse bei den einzelnen Altersstufen zu erleichtern, die ja eigentlich eine willkürliche Einteilung darstellen, soll zunächst, wenigstens in groben Zügen, die Lebensgeschichte der Keimdrüse beim Karpfen geschildert werden.
In der Literatur findet sich meist nur die Darstellung einzelner Phasen, so daß es oft Mühe kostet, aus einem Mosaik ein klares, geschlossenes Bild zu gestalten.
Verglichen mit den anderen Organen des jungen Fischkörpers werden die Geschlechtsorgane spät ausgebildet.
Das ist durchaus verständlich, denn zunächst müssen diejenigen Organe aufgebaut werden, welche zur Erhaltung der Lebensfunktion unbedingt notwendig sind: Atmungsorgane, Blutgefäßsystem, Darm, Leber, Niere, um einige zu nennen. Erst wenn das Individuum voll entwickelt ist, treten auch die Gonaden in Funktion, um den Fortbestand der betreffenden Art zu sichern.
Allerdings entwickeln sich die Keimdrüsen des adulten Tieres nicht schlagartig. Zusammen mit den anderen Organsystemen werden auch sie bereits embryonal angelegt.
Schon sehr frühzeitig lassen sich beim Embryo im caudalen Darmentoderm Zellen nachweisen, die sich klar von den gewöhnlichen Epithelzellen des Verdauungstraktes unterscheiden und als Urkeimzellen anzusprechen sind (ROMER 1959, SWANSON 1964). Sie verlassen die Darmwand und wandern zur späteren Gonadenregion, wo sie medial des Mesonephros, jederseits vom Mesenterium dorsale in der Hinterwand des Coeloms paarige, längsverlaufende Genitalleisten bilden.
Die Genitalfalte bildet das zunächst noch geschlechtlich

indifferente Keimepithel, das sich kontinuierlich in die mesodermale Epithelauskleidung des übrigen Coeloms fortsetzt. Das Keimepithel stellt das wichtigste Strukturelement der Keimdrüse dar. Es wird vom Mesenchym unterlagert, aus dem die Bindegewebsstrukturen der sich entwickelnden Gonade hervorgehen. Dieses Bindegewebe wird auch als Stroma bezeichnet.

Bevor nun das indifferente Stadium beendet ist, tritt eine Vermehrung des Mesenchyms ein. Im allgemeinen wölben sich die Gonadenanlagen von der dorsalen Leibeswand in das Coelom vor. Dabei überzieht das Keimepithel die gesamte Oberfläche. Von hier aus wachsen nun fingerförmige Epithelsprosse in das unterlagernde Mesenchym ein, die man als primäre Keimstränge bezeichnet. Sie enthalten neben Stützelementen die Keimzellen, aus denen später die Eizellen hervorgehen.

Die weitere Entwicklung geht nun so vor sich, daß nach dem indifferenten Stadium die primären Keimstränge degenerieren. Als Markstränge bleiben die Epithelstränge noch einige Zeit erhalten.

Sekundär wachsen jetzt Keimstränge vom Keimepithel aus in die Rindenzone des Ovars ein, welche die Oogonien enthalten. Durch den Prozeß der Oogenese, dem ein eigener Teil dieser Arbeit gewidmet ist und der deshalb dort behandelt wird, entstehen die Oocyten.

Ganz allgemein enthalten die Ovarien der Teleosteer meist einen Hohlraum, der als eine Abkammerung der Leibeshöhle entsteht. Zwei Möglichkeiten sind denkbar. Einmal kann sich die Genitalfalte zu einer Röhre schließen, dann bezeichnet man den Hohlraum als entoovarial.

Die andere Möglichkeit besteht darin, daß sich die bandförmige Genitalfalte lateralwärts umschlägt und an ihrem freien Rande mit dem Epithel der dorsalen Leibeswand verschmilzt. Den auf diese Weise entstehenden Hohlraum nennt man parovarial.

Letzterer Bautyp findet sich bei allen Cypriniden und somit auch beim Karpfen (JUNGERSEN 1889, FELIX und BÜHLER 1906, LICKTEIG 1913).
Für den entstehenden Hohlraum wird in der Literatur auch häufig der Begriff Ovarialhöhle gebraucht.

2.) Die Verteilung der Bauelemente

Auf Grund der parovarialen Bildung der Gonade tritt eine Sonderung in Partien mit verschiedenen Gewebetypen ein. Die Ovarialhöhle wird zwar auf der einen Seite vom Ovar selbst gebildet, auf der anderen Seite beteiligen sich aber Teile der dorsalen Leibeswand.
Infolgedessen wird auch das Keimepithel nicht gleichmäßig verteilt, sondern bleibt auf eine Zone beschränkt.
Nur der ventrale Boden des Ovarialsackes kann seiner ganzen Länge nach Eier produzieren. Diese eibildende Wandung legt sich im Laufe der Ovarentwicklung in zahlreiche Falten, wodurch eine gewaltige Oberflächenvergrößerung und damit die Möglichkeit erhöhter Eiproduktion erreicht wird. Bei der reifen Gonade entstehen durch Einschnürung solcher Lamellen einzelne Lappen, die das Organ in verschieden große Bezirke abkammern.
Berücksichtigt man diese Verhältnisse, so wird klar, daß sich das Ovar nicht aus regelmäßig ineinandergeschobenen Gewebesäcken aufbaut, sondern aus kreuz und quer miteinander verflochtenen Lamellen. Dadurch wird jedoch die enorme Dehnung während der Eireifung ermöglicht.
Ein Querschnitt zeigt also nicht immer alle am Bau der Gonade beteiligten Gewebe wie eine geologische Schichtung übereinanderliegend, sondern oft verschoben. Diese stets wiederkehrenden Bauelemente der Keimdrüse sind:

Bindegewebe
Fettgewebe
Glatte Muskulatur
Epithel
Follikel

In diesem Zusammenhang soll das Gefäßsystem nicht vergessen werden. Während der Reifeperiode des Fisches vergrößert sich die Keimdrüse sehr stark. Eine Fülle von Nährstoffen muß herbeigeschafft werden, um den Reifeprozeß der Eier zu ermöglichen. Das Bindegewebe ist deshalb von zahlreichen und mächtigen Gefäßen durchzogen, die um die Follikel ein weitmaschiges Kapillarnetz bilden.

3.) Das Ableitungssystem der Geschlechtsprodukte

Im Vergleich zu den anderen Wirbeltieren ist die Produktion reifer Eier bei den Teleosteern ungeheuer groß und geht bei manchen Arten in die Millionen.
Zur Laichzeit, die oft nur Stunden oder Tage dauert, würde deshalb die Freisetzung einer so großen Eizahl bei dem üblichen System der Eiaufnahme durch einen offenen Trichter zu einem Chaos in der Leibeshöhle führen.
Aus diesem Grund ist das Ableitungssystem der Teleosteer geschlossen!
Es fehlte nicht an Versuchen die Verhältnisse der Ausführungsgänge bei den Teleosteern mit denjenigen anderer Wirbeltiere in Einklang zu bringen. WALDEYER z.B. nahm eine Umwachsung des Eierstocks der Knochenfische durch den Müller'schen Gang an und hat damit die Verhältnisse der Teleosteer mit denen bei den Selachiern homologisiert. Durch die embryologischen Untersuchungen von JÜNGERSEN (1889), FELIX (1906) und LICKTEIG (1913) wurden die Verhältnisse geklärt.

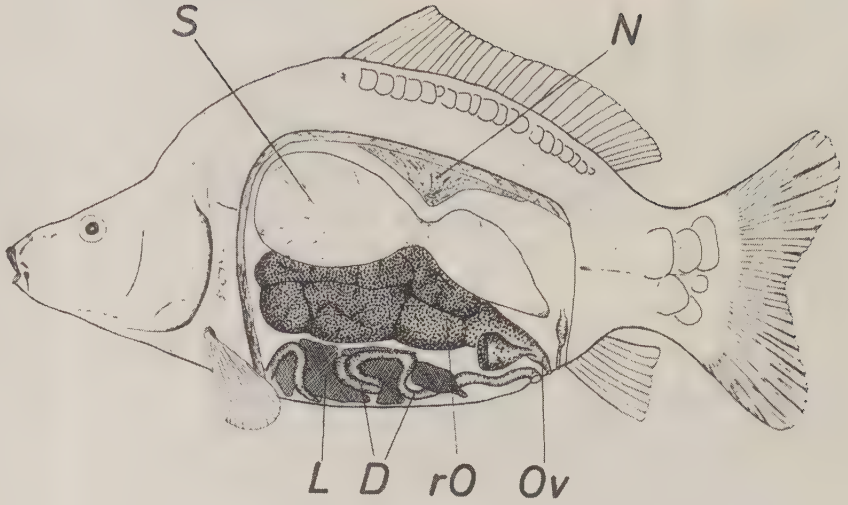

Abb. 1. Die Baucheingeweide des Karpfens. Vom linken Ovar ist nur der hinterste Abschnitt dargestellt. D Darm, L Leber, N Niere, Ov Ovidukt, rO rechtes Ovar, S Schwimmblase.

An dem Aufbau der Ableitungswege beteiligen sich keine selbständigen, von der Keimdrüse unabhängigen Oviduktanlagen. Die als Eileiter dienenden distalen Strecken der Ovarialsäcke sind Teile der nach hinten auswachsenden Ovarialhöhle. Sie besitzen ein Flimmerepithel. Nach kurzer Strecke verschmelzen die beiden Oviduckte zu einem unpaaren Gang, der bei dem juvenilen Fisch kurz vor der Durchbruchstelle blind endigt. Der Durchbruch nach außen erfolgt spät, oft erst kurz vor der ersten Eiablage und zwar zwischen After und Harnröhrenmündung.
Den Teleosteern fehlt deshalb jegliche direkte Beziehung zu einem echten Müller'schen Gang.
Die soeben geschilderten Verhältnisse gelten in allen Einzelheiten auch für den Karpfen (Abb. 1).

4.) Lage der Gonaden im Gesamtorganismus

Wie schon erwähnt, entwickelt sich die Keimdrüse später als die anderen Organe. Trotz der gewaltigen Ausdehnung während der Reife sind ihr also von vornherein Grenzen gesetzt, d.h. nur ein bestimmter Raum steht zur Verfügung. Dieser ergibt sich aus der Anordnung der anderen Organe. In Frage kommen dabei Niere, Schwimmblase, Darm-Leber-Komplex und eine seitliche Begrenzung durch die Körperwände. Ein schematisierter Querschnitt durch die mittlere Rumpfregion des Fisches zeigt die Verhältnisse am deutlichsten (Abb. 2).
Der dorsale Raum des Fischkörpers dicht unter der Wirbelsäule wird durch die Nieren eingenommen. Sie sind paarig ausgebildet und erstrecken sich parallel zur Längsachse des Fisches. Besonders in der Mittelregion des Körpers sind große Lappen ausgebildet.

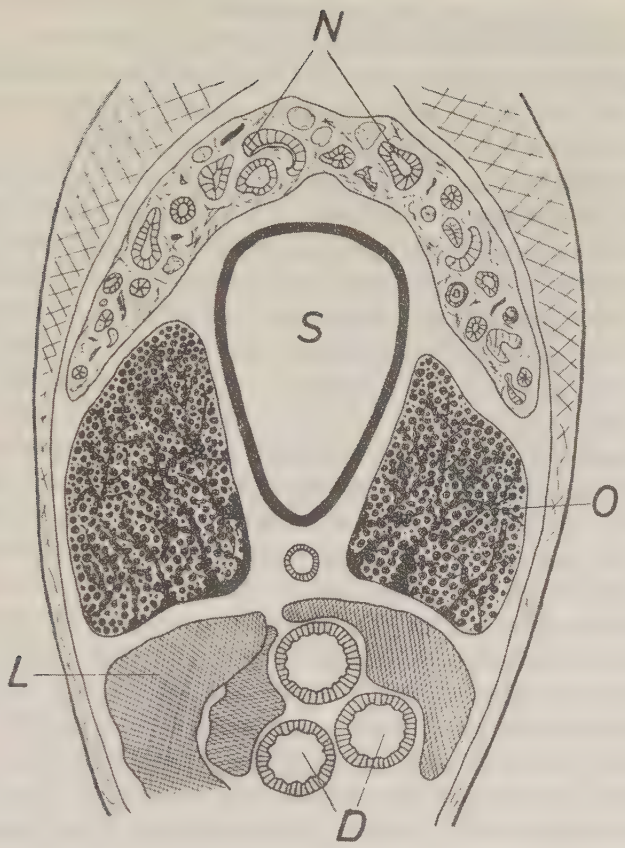

Abb. 2. Schematischer Schnitt durch die mittlere Körperregion des Karpfens. D Darm, L Leber, N Niere, O Ovar, S Schwimmblase.

Ebenfalls noch im dorsalen Teil der Bauchhöhle befindet sich die Schwimmblase. Sie ist zweigeteilt und reicht vom vorderen Ende der Leibeshöhle bis zur Aftergegend.
Den gesamten ventralen Teil füllt der Darm-Leber-Komplex aus. In die aus 4 Lappen bestehende Leber liegt der Darm in S-förmigen Schlingen eingebettet.
Der nun übrigbleibende freie Raum des Coeloms steht den Gonaden zur Verfügung. Sie sind beim Karpfen paarig ausgebildet. Ihre Ausdehnung in der Längsrichtung des Körpers ist natürlich verschieden und richtet sich nach Alter bzw. Größe des Fisches und Reifegrad der Gonade. Diese kann sich im cranialen Teil bis zum Pericard auf Höhe der vorderen Schwimmblasenwandung erstrecken. Caudal reicht sie bis zur Aftergegend (Abb. 1).
Da sich der Fischkörper nach hinten zu spindelförmig verjüngt, nimmt auch der für die Gonaden zur Verfügung stehende Raum an Höhe und Breite ab. Abgesehen von kleinen Abweichungen ist die Länge beider Gonadenseiten annähernd gleich, der Bau ist symmetrisch.
Das jugendliche Organ ist in seinem Querschnitt rund bis oval. Mit zunehmendem Wachstum erfährt es seine Prägung durch die umliegenden, weiter oben beschriebenen Organe. Die Schwimmblase ist dabei mit am stärksten beteiligt. An ihrem caudalen Ende weichen die beiden Ovarien V-förmig auseinander, um sich in cranialer Richtung, wenigstens im reifen Zustand, der Blase eng anzulegen. Die Folge davon ist eine konkave Ausbildung der medianen Ovarseiten.
Ein Wachstum der Gonaden in ventraler Richtung wird weitgehend durch den Darm-Leber-Trakt verhindert.
Lateral liegt die Keimdrüse eng an der Körperwand an. Ihre Oberfläche ist leicht konvex gewölbt und im Gegensatz zu der vielfach gelappten und gefalteten medianen Seite vollkommen glatt. Die Präparation von der Seite des Fisches beweist dies.

Einer Ausdehnung in die dorsale Körperregion sind nicht so krasse Grenzen gesetzt.
Aus diesen Verhältnissen ergibt sich ein im Querschnitt annähernd dreiseitig prismatischer bis nierenförmig ovaler Körper des Ovars.
Trotz der engen Begrenzung dehnt sich die Keimdrüse während der Reifeperiode sehr stark aus. Diese Ausdehnung wird vor allem durch das Auseinanderweichen der Körperseiten möglich. Die Rippen stehen dann mit ihren Enden weit auseinander. Laichreife Rogner erkennt man deshalb schon äußerlich an dem unmäßig aufgetriebenen Leib. Der Ansatz der Gonaden ist im weiblichen Geschlecht bedeutend größer als im männlichen.
Infolge dieser starken Ausbildung der Keimdrüse liegt die Frage nach der Befestigung innerhalb der Leibeshöhle nahe. Würde sie frei im Coelom liegen, so könnten z.B. durch Druck auf den Darm-Leber-Trakt Schädigungen entstehen. Darauf soll noch kurz eingegangen werden.
Über die Leibeswand zieht sich das Peritoneum parietale bis zur Niere hin. Dort wechselt es zur oberen Kante des Ovars über, wo es sich an dessen äußerer Wand anheftet. An der inneren Seite löst sich das Peritoneum wieder von der dorsalen Kante und geht auf die Schwimmblase über. Die Ausdehnung dieser Bauchfellfalte erstreckt sich über die ganze Länge des Ovars. Die beiden Seiten der Falten liegen eng zusammengepreßt und sind während der Reifeperiode kaum zu unterscheiden.
Schon RATHKE (1824) beschäftigte sich mit dem Problem der Bauchfellbefestigung. Er war überzeugt, daß nur die Unterseite der Gonade von Peritoneum überzogen ist.
Das Verdienst, die Verhältnisse bei den Cypriniden geklärt zu haben, fällt BROCK (1878) zu.

III. Die Gestalt des Ovars bei den einzelnen Altersklassen

1.) Die Verhältnisse beim K_1

Bei ventraler Sektion des einsömmerigen Fisches ist zunächst von der Gonade überhaupt nichts zu sehen. Der Blick fällt zuerst auf den Darm-Leber-Trakt, der schon recht ansehnlich ist, im Vergleich zu den anderen Organen. Außerdem ist der craniale Schwimmblasenteil sichtbar. Nach vorsichtiger Präparation des Leber-Darm-Komplexes kann man in der Tiefe der Leibeshöhle die Anlagen der Keimdrüse sehen. Es sind wirklich nur Andeutungen des später so gewaltigen Organs, das imstande ist, den ganzen Fischkörper zu verformen.
Da in diesem Alter des Fisches noch keine Verlagerung der Gonaden aus Platzgründen notwendig ist, läßt sich hier seine Zugehörigkeit zum Urogenitalsystem noch am deutlichsten erkennen. Später sind die Verhältnisse nämlich verwischt, wenn die Ovarsäcke jeden möglichen freien Platz innerhalb der Leibeshöhle ausfüllen.
Bei lateraler Sektion des K_1 zeigt sich folgender Befund. Im cranialen Teil der Leibeshöhle liegen die Ovaranlagen in nächster Nähe der Niere. In caudaler Richtung verlaufen sie oberhalb der Schwimmblase, immer dem Nierenkomplex, einschließlich Schwanzniere folgend und steigen dann in die Gegend des Afters hinab, wobei sie miteinander verschmelzen (Abb. 3).
Morphologisch lassen sich in dieser Altersstufe keine Einzelheiten erkennen. Das feine Band der Gonade läßt keine Schlüsse auf das Geschlecht des Tieres zu.
Zwischen den einzelnen Organen und der Keimdrüsenanlage liegt das Peritoneum. Dadurch könnte der Eindruck entstehen, daß sie außerhalb der Leibeshöhle liegt.

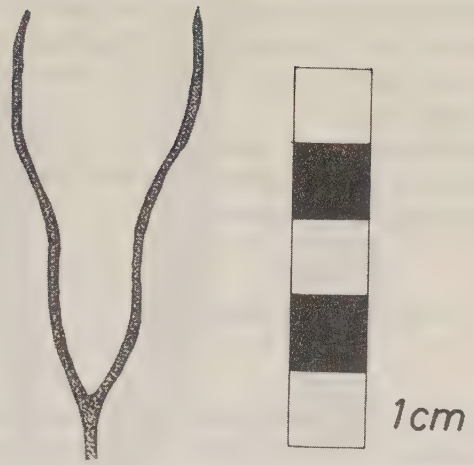

Abb. 3. Die Gonadenanlage beim einsömmerigen Karpfen (K_1)

Das trifft jedoch nicht zu. Während der weiteren Entwicklung durchbricht sie das Bauchfell und hängt dann nur noch mit ihrem dorsalen Teil am Bauchfell aufgehängt im Coelom.
Die Farbe der Gonade ist grauweiß. Manchmal sind die fadenförmigen Gebilde auch transparent.
Die Querschnitte besitzen auf der ganzen Länge eine runde, selten eine ovale Gestalt. Der Durchmesser bleibt meist unter 1 mm. Eine Gliederung in einzelne Abschnitte ist nicht möglich.
Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die Gonaden beim K_1 im Vergleich zu den anderen Organen eine vollkommen untergeordnete Rolle einnehmen.

2.) Die Verhältnisse beim K_2

Im Gegensatz zum männlichen Geschlecht, wo der Unterschied hinsichtlich Größe und Ausdehnung der Gonade vom K_1 zum K_2 deutlich in Erscheinung tritt, ist er im weiblichen Geschlecht viel geringer. Der Grund dafür ist in der früheren Geschlechtsreife des Milchners zu suchen. Dabei beträgt der Unterschied etwa 1 Jahr.
Ebenso wie beim K_1 sieht man auch beim K_2 nach dem Eröffnen der Leibeshöhle zunächst nur den Leber-Darm-Trakt. Nach seiner Entfernung wird die Gonade dann aber deutlich sichtbar. Die paarigen Ovarien erstrecken sich etwa vom cranialen Drittel der vorderen Schwimmblasenabteilung caudalwärts, entlang des Nierenkomplexes. Ihr Verlauf ist nicht mehr so geradlinig wie beim K_1. Da sie an Größe zugenommen haben, tritt eine ventrale Verlagerung ein, wobei sie sich der Schwimmblase anlegen, die somit ihren Verlauf bestimmt. Der caudalen Verjüngung der Schwimmblase folgen auch die jungen Keimdrüsenstränge (Abb. 4).

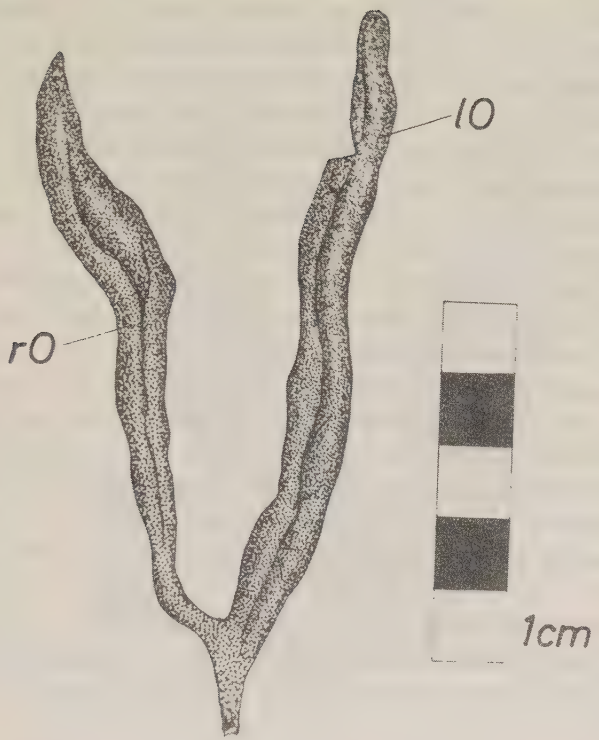

Abb. 4. Die Ovarien beim zweisömmerigen Karpfen (K_2). lO linkes Ovar, rO rechtes Ovar.

Durch die ventrale Ausdehnung in die Leibeshöhle wird aus der fadenförmigen Anlage ein solides, bandförmiges Gebilde. Der Querschnitt ist deshalb oval bis langgestreckt. In diesem Alter ist eine Unterscheidung der Geschlechter meist möglich. Die fleischfarbenen Ovarien erscheinen etwas körnig, ohne daß aber makroskopisch einzelne Eier sichtbar sind. Bei gut gewachsenen Tieren kann man erkennen, daß auf der Innenseite der Gonaden längs ein Blutgefäß verläuft (Abb. 4). Es verzweigt sich in die dorsalen und ventralen Bereiche des Organs.
Häufig sind die Ovarien in diesem Alter in dicke Fettpolster eingebettet. Das ist vor allem der Fall bei sehr großen, stark gefütterten K_2.
Außer einer rinnenförmigen Einbuchtung, die sich entlang des ganzen Organs erstreckt und in deren Tiefe das oben erwähnte Blutgefäß liegt, lassen sich keine weiteren, groben Veränderungen an der Keimdrüse nachweisen. Einfaltungen, wie sie im männlichen Geschlecht bei der Milch auftreten, kommen hier, wenigstens in diesem Alter noch nicht vor.
Im großen und ganzen gesehen stellen die Verhältnisse beim K_2 nur eine Entwicklungsstufe zum reifen Organ dar und lassen keine besonderen morphologischen Veränderungen erkennen.

3.) Die Verhältnisse beim K_3.

Die Keimdrüse des dreisömmerigen Karpfens nimmt bei einem Vergleich mit den anderen Organen keine untergeordnete Stellung mehr ein. Sie ist in diesem Alter gut ausgebildet und fällt beim Eröffnen der Leibeshöhle auch ohne Entfernung des Darm-Leber-Traktes sofort auf. Deutlich sichtbar ist die körnige Struktur der beiden Ovarien und bei

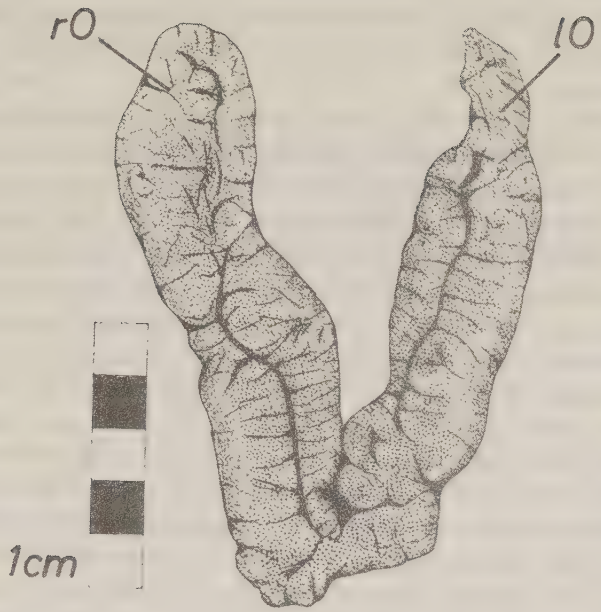

Abb. 5. Die Ovarien beim dreisömmerigen Karpfen (K_3). lO linkes Ovar, rO rechtes Ovar.

guter Entwicklung lassen sich mit dem bloßen Auge kleine Rogenkörner erkennen.
Im Vergleich zum K_2 ist die Gonade jetzt natürlich erheblich größer. Die Volumenvergrößerung wird aber nicht durch Wachstum in die Länge erreicht. Ähnlich wie beim zweisömmerigen Karpfen erstreckt sich das Organ vom vorderen Drittel des cranialen Schwimmblasenabschnittes bis in die Afterregion.
Die Größenzunahme in diesem Alter erfolgt durch Wachstum in die Höhe und Breite. Aus der bandförmigen Keimdrüse des K_2 hat sich ein kompaktes Organ entwickelt, das bereits den größten Teil der Leibeshöhle ausfüllt. Von cranial nach caudal nehmen die beiden Ovarien an Umfang zu, um im Bereich der Schwimmblaseneinschnürung durch Ausfüllen dieses freien Raumes ihre größte Ausdehnung zu erreichen. Caudalwärts tritt dann wieder eine Verjüngung ein. Beide Ovarstränge sind beim K_3 noch deutlich voneinander getrennt. Auch die Ovidukte lassen sich meist gut verfolgen.
Auffallende Veränderungen sind auch in der Struktur der Gonade eingetreten. Häufig ist die beim K_2 erwähnte längs verlaufende Furche tiefer, das Blutgefäß größer. Die Verzweigungen dieses Gefäßes werden deutlich sichtbar, die ihrerseits wieder etwas eingesenkt liegen (Abb. 5).
Diese starke Durchblutung weist auf sehr intensive Reifeprozesse hin. Tatsächlich läßt sich auch histologisch nachweisen, daß hauptsächlich beim K_3 die Dotterbildung des Eies stattfindet. Ungeheure Nährstoffmengen müssen deshalb der Keimdrüse zugeführt werden.
Infolge dieser starken Durchblutung zeigt auch das Organ eine rötlich bräunliche Farbe.
Bei gut gewachsenen Tieren treten in dieser Altersstufe neben den Furchen auch Einbuchtungen am Ovar auf, die einzelne Lappen bzw. Läppchen abgrenzen. Blutgefäße verlaufen in diesen Einschnürungen und helfen mit, das Bild, welches

man vom K_2 und auch noch vom unentwickelten K_3 gewohnt ist, zu verwischen. Die ersten Bildungen solcher Lappen erfolgen häufig im Bereich der Schwimmblaseneinschnürung, wo das Ovar seine größte Ausdehnung hat. Der Querschnitt der Keimdrüse zeigt kein einheitliches Bild mehr, sondern wechselt in den einzelnen Abschnitten. Die Aufhängebänder des Peritoneums sind bei vorsichtiger Präparation gut zu erkennen.
Rückblickend zeigt sich, daß beim K_3 das Ovar hinsichtlich seiner Größe den anderen Organen durchaus gleichgestellt werden kann. Da der Rogen schon verhältnismäßig gut ausgebildet ist, läßt sich dieser Altersklasse eine Mittelstellung zwischen dem unreifen K_2 und dem geschlechtsreifen K_4 zuordnen.

4.) Die Verhältnisse beim K_4

Im 4. Sommer tritt beim weiblichen Karpfen meist die Geschlechtsreife ein.
Nicht nur dem Gewicht nach, sondern auch nach der äußeren Form ist die Veränderung, die sich vom K_3 zum K_4 vollzieht, die auffallendste in der ganzen Ovarentwicklung. Jeder mögliche Raum wird von der Gonade ausgefüllt. Sie erstreckt sich jetzt vom Pericard bis zum After. Ovidukte sind kaum nachweisbar, alles ist mit reifen Eiern vollgepackt (Abb. 6). Die beiden Seiten des Ovars liegen nicht mehr als zwei deutliche Stränge vor, sondern berühren sich gegenseitig. Manchmal entsteht dabei auch eine lockere Verwachsung, die sich cranialwärts bis zur Schwimmblaseneinschnürung erstrecken kann.
Ein Querschnitt durch den Fisch zeigt, daß sich die Ovarialsäcke dorsal sogar zwischen die Nierenlappen schieben. Lateral drücken sie die Körperwand stark nach außen.

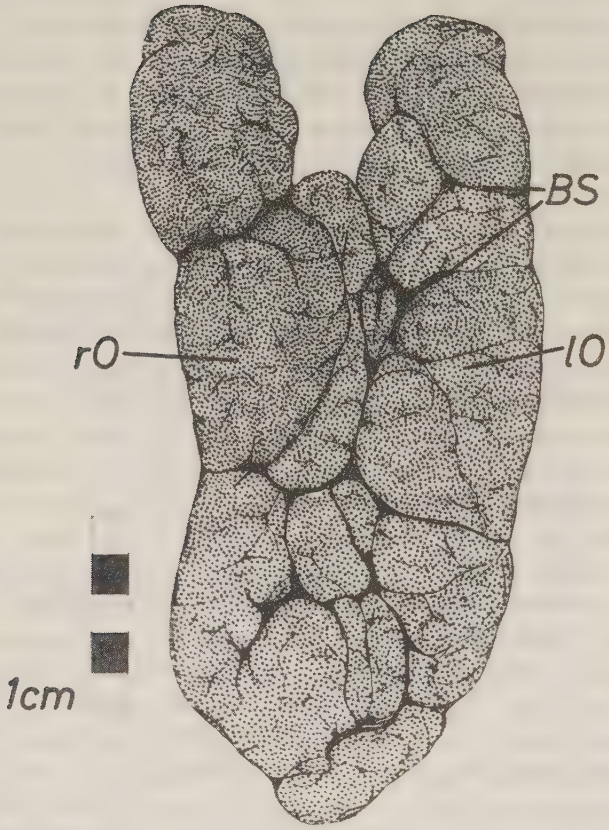

Abb. 6. Vollkommen entwickeltes Ovar eines Laichkarpfens (K_4). Rogen rechts 285 g, Rogen links 250 g, Gewicht des Fisches 2570 g. BS Bindegewebestränge, lO linkes Ovar, rO rechtes Ovar.

Ventral schieben sie sich zwischen Körperwand und Darm-Leber-Komplex hindurch, um auch diesen Raum noch auszunützen.
Wie bereits erwähnt, ist derjenige Teil des Ovars, welcher der Körperwand anliegt glatt. Ein krasser Gegensatz dazu ist die Innenseite. Zahllose Bindegewebsstränge und Blutgefäße durchfurchen die Keimdrüse. Eine Vielzahl von Lappen und kleineren abgegrenzten Bezirken läßt sich unterscheiden.
Irgendwelche Gesetzmäßigkeiten hinsichtlich Häufigkeit und Größe der Lappen lassen sich nicht aufstellen. Willkürlich wechseln die Verhältnisse bei jedem Individuum, ebenso zwischen rechtem und linkem Ovar.
Die Ovarialsäcke sind prall mit reifen Eiern gefüllt. Bei unvorsichtiger Präparation zerreißen sie sofort.
Die Farbe der Eimassen ist grünlich-gelb.

5.) Die Verhältnisse beim K_5 und K_6

Bis zu diesen Altersstufen wurden die Fische genau untersucht. Der Großteil der Gonadenentwicklung ist beim viersömmerigen Karpfen abgeschlossen. K_5 und K_6 lassen jedoch trotzdem noch einige Veränderungen erkennen.
Im Normalfall ist der K_5 größer als der K_4.
Jeder durch das Wachstum entstehende freie Raum wird vorwiegend von der Gonade eingenommen. Infolgedessen ist die Ovarausbildung beim K_5 auch größer. Die beiden Ovarialsäcke können zwar kaum viel in die Länge wachsen, nehmen aber an Volumen z.T. noch enorm zu.
Vielfach läßt sich beobachten, daß vor allem eine ventrale Ausdehnung der Ovarien durch Umwachsung des Darm-Leber-Traktes eintritt (Abb. 7). Manchmal geht dieser Vorgang so weit, daß sich die beiden Ovarseiten ventral berühren, den Leber-Darm-Trakt also vollkommen umschließen.
Oft wird auch die Schwimmblase von den beiden Ovarhälften eingeschlossen. Der hintere caudale Abschnitt ist beim K_5 und K_6 überhaupt nicht sichtbar. Die mediane Verschmelzung der beiden Gonadenhälften geht aber meist so weit, daß auch noch über die Hälfte des vorderen, cranialen Schwimmblasenabschnittes bedeckt wird. Das trifft vor allem für die ventrale Seite dieses Schwimmblasenteiles zu.
Morphologische Veränderungen treten zwar auf, sind aber nicht so tiefgreifend wie beim K_3 und K_4. Die Faltungserscheinungen bei K_5 und K_6 nehmen zu. Einzelne Teile des Ovars können richtiggehend abgeschnürt werden. In vielen Fällen verlaufen die Einfaltungen quer zur Längsachse des Ovars. Eine vollkommene Abtrennung tritt nicht auf. Sie ist in physiologischer Hinsicht auch "gefährlich", da dann Schwierigkeiten bei der Eiableitung auftreten.

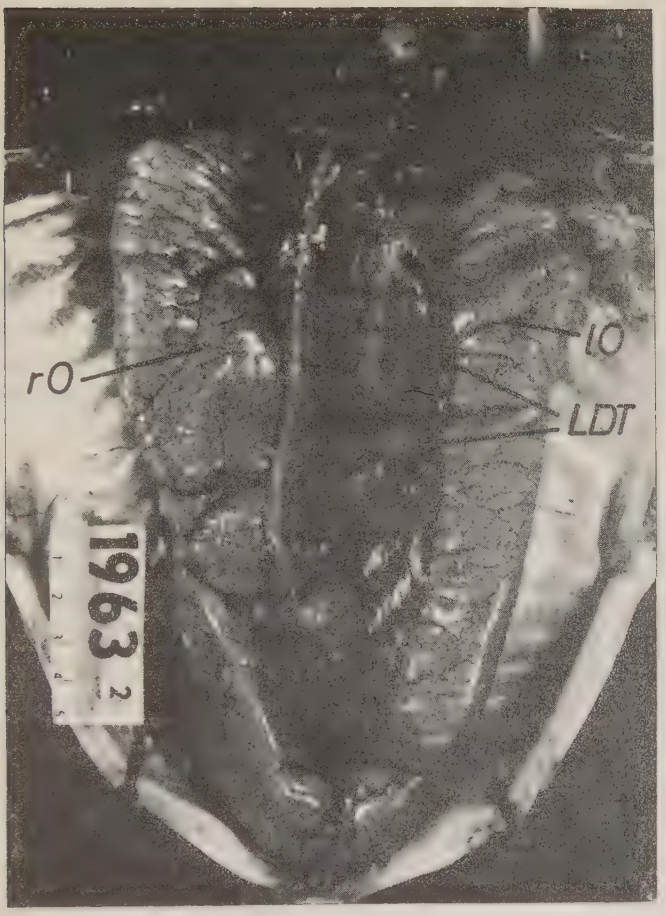

Abb. 7. Gut entwickeltes Ovar eines laichreifen K_4. Deutlich erkennt man die Umwachsung des Leber-Darm-Traktes (LDT), lO linkes Ovar, rO rechtes Ovar.

Eine abschließende Betrachtung aller Altersklassen zeigt, daß sich die Ovarien des Karpfens von feinen, fadenförmigen Anlagen beim K_1 zu einem gewaltigen Komplex beim K_4 entwickeln, der alle anderen Organe an Volumen weit überragt. Während dieser Entwicklungszeit erfährt die Gonade eine Reihe von morphologischen Veränderungen. Sie gehen fließend ineinander über. Die Beschreibung einer einzelnen Altersstufe kann also immer nur einen kurzen Abschnitt eines kontinuierlichen Vorganges darstellen. Sie wurde aber deshalb gegeben, weil gerade in der Teichwirtschaft immer nur einzelne Altersklassen gezüchtet bzw. zum Abwachsen gebracht werden. Zwei Gründe sind dafür maßgebend:

a) Annähernd gleiches Fischmaterial läßt sich rationeller bearbeiten.

b) Es läßt sich auf dem Markt besser absetzen.

Beim K_5 und K_6 aber auch in späteren Jahren erfahren die Ovarien periodische Veränderungen, die sich jeweils über ein Jahr erstrecken. Die nach dem Ablaichen erschöpfte Gonade wird durch Regenerations- und Wachstumserscheinungen wieder hergestellt. Dabei macht sich von Jahr zu Jahr eine Größenzunahme der Ovarausbildung und Eiproduktion bemerkbar. Auf alle diese Verhältnisse wird im Verlauf der Arbeit noch genau eingegangen.

IV. Morphologische Sonderfälle

Bevor auf den Laichvorgang und alle damit zusammenhängenden Erscheinungen eingegangen wird, sollen noch kurz einige interessante morphologische Sonderfälle behandelt werden.

Aus den bisherigen Ausführungen geht hervor, daß die beiden Ovarien bei allen Altersklassen annähernd gleich ausgebildet sind und sich deshalb keine asymmetrischen Verhältnisse nachweisen lassen. Das gilt für beide Geschlechter. In einigen Sonderfällen treten aber Abweichungen vom normalen Bauschema auf, die sicher pathologischen Ursprungs sind. Wie sie zustande kommen, läßt sich schwer sagen. Möglichkeiten und Hypothesen gibt es viele.

Einmal kann schon embryonal nur eine Gonadenanlage ausgebildet werden, während die andere durch einen Entwicklungsfehler oder eine Verletzung zurückbleibt. Wahrscheinlich bildet sich dann überhaupt nur eine Ovarhälfte aus.

Wenn die Verletzung später auftritt, etwa beim K_1 oder K_2 entwickelt sich nur die unverletzte Gonadenhälfte richtig, während die andere vielleicht auf dem Stadium stehen bleibt, wo die Verletzung stattfand.

Auch andere Krankheiten des Karpfens könnten die Ursache zu Asymmetrien im Keimdrüsenbau bewirken. Von Parasiten kommt das 3. Larvenstadium des Riemenwurms in Frage, das in der Leibeshöhle an verschiedenen Organen schmarotzt. Hauptsächlich werden es aber Störungen im Blut- oder Hormonhaushalt sein, die eine ganze Ovarhälfte oder auch Teile davon verkümmern lassen.

1.) Asymmetrischer Bau des Ovars

a) Fisch Nr. 178/1953 (Abb. 8)

Bei dem Fisch handelt es sich um einen K_4, der aber in seiner Entwicklung stark zurückgeblieben ist. Überhaupt fiel bei den Untersuchungen auf, daß es meist in der Entwicklung gehemmte Fische waren, die Unregelmäßigkeiten im Bau der Gonade zeigten. Daß es sich um einen viersömmerigen Rogner handelt, ist aber ziemlich sicher, da er große reife Eier hatte. An Hand des umfangreichen Untersuchungsmaterials läßt sich zusammen mit den histologischen Befunden die Aussage treffen, daß reife, nach der Befruchtung entwicklungsfähige Eier erst vom K_4 an aufwärts vorhanden sind. Selbst wenn ein K_3 relativ große Eier besitzt, zeigt die histologische Untersuchung, daß noch eine Entwicklungsphase der Oogenese fehlt.
Hier in diesem Fall zeigten sich folgende Besonderheiten: Das rechte Ovar ist seiner Lage nach und im Verhältnis zur Fischgröße fast normal ausgebildet. Vom vorderen Drittel des cranialen Schwimmblasenabschnittes erstreckt es sich bis zum After.
Starke Einfaltungen treten vor allem im Bereich des hinteren caudalen Schwimmblasenteiles auf. Hier imponiert ein eng abgegrenzter, schrägovalförmiger Teil, der weit über die Medianlinie reicht und das linke Ovar berührt. Ein großer Teil der rechten Keimdrüse enthält reife Eier. Allerdings machen sich in den Randbezirken, vor allem an der Seite, die der Körperwand anliegt, Stellen bemerkbar, die unreife Eier enthalten und deshalb auch nicht den Farbton reifer Eier zeigen, sondern dunkelfleischfarben schimmern.

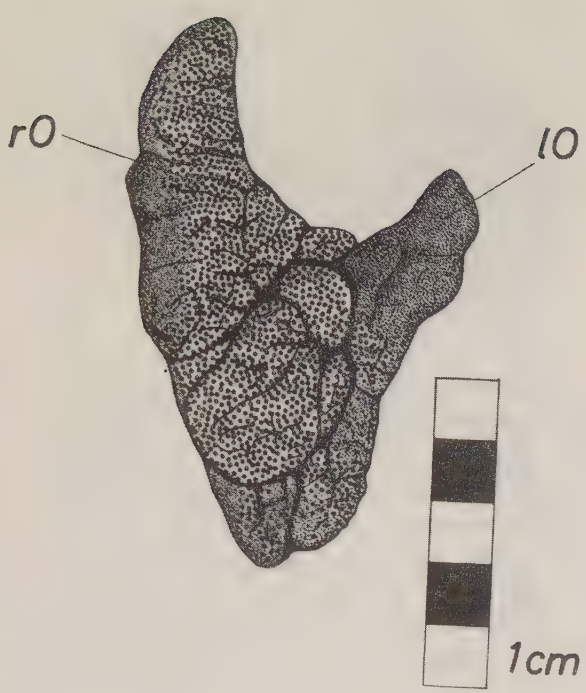

Abb. 8. Asymmetrischer Bau des Ovars. Das linke Ovar ist kleiner und weit in der Entwicklung zurück. lO linkes Ovar, rO rechtes Ovar.

Im Gegensatz dazu ist das linke Ovar in seiner Entwicklung weit zurück. Vom hinteren Drittel des cranialen Schwimmblasenabschnittes erstreckt es sich caudalwärts bis in die Afterregion. Einschnürungen treten nur in geringem Maße auf. Als Ganzes gesehen ist dieser linke Ovarteil kürzer und besitzt auch ein weit geringeres Volumen. Reife Eier sind nur sporadisch vorhanden, die unreifen Eimassen überwiegen, so daß besonders der craniale Abschnitt des linken Ovars sulzig erscheint. Das charakteristische längsverlaufende Blutgefäß, das immer bei frühen Entwicklungsstadien auftritt ist ebenfalls deutlich sichtbar.

b) Fisch Nr. 71/1953 (Abb. 9)

Auch dieser viersömmerige Karpfen ist im Wachstum stark zurückgeblieben und liegt weit unter der Norm.
Interessant ist hier die Verbildung des linken Ovars.
In der Gegend der Schwimmblaseneinschnürung biegt das Ovar lateral fast im 90-Grad-Winkel ab, um sich nach kurzer Strecke durch einen ähnlichen Winkel in der normalen Längsrichtung weiter zu erstrecken. Die Längsfurche mit den verästelten Blutgefäßen wird dadurch S-förmig gebogen. Neben der eben erwähnten Furche, die einige seitliche Ausläufer besitzt, lassen sich keine gröberen morphologischen Veränderungen des linken Ovars feststellen. Der größte Teil ist mit reifen Eiern angefüllt, nur im cranialen und caudalen Abschnitt sind einige Stellen, die schon durch ihre Farbe die unreifen Eier erkennen lassen.
Das rechte Ovar ist erheblich kleiner und verläuft annähernd gerade. Sein caudaler Abschnitt wird zum Teil vom linken Ovar, das über die Medianlinie reicht, verdeckt. Neben reifen Eiern im mittleren Abschnitt, erstreckt sich

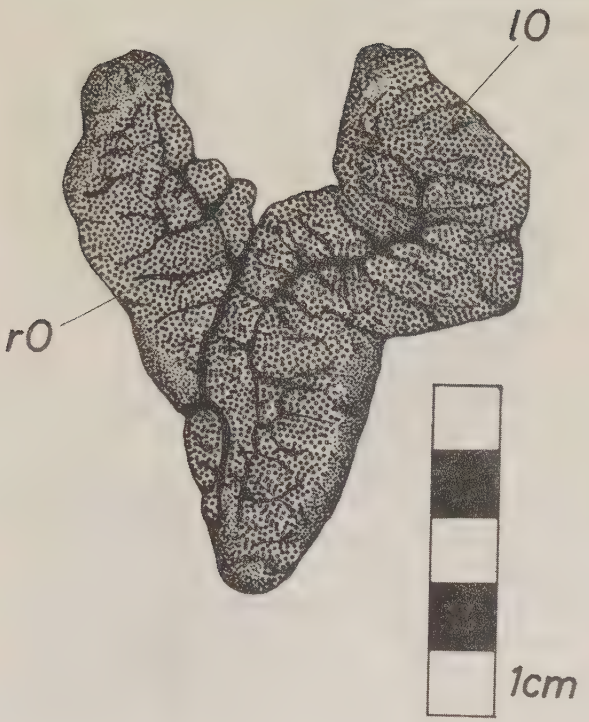

Abb. 9. Asymmetrischer Bau des Ovars. Das linke Ovar ist S-förmig verbogen; lO linkes Ovar, rO rechtes Ovar.

vom cranialen Endabschnitt lateralwärts eine unreife Zone. Diesen Typ von Asymmetrie findet man häufiger. Er ergibt sich wahrscheinlich aus einer Verlagerung eines Ovarteiles auf früher Entwicklungsstufe. Später, wenn sich die Gonade ausdehnt, ist eine Keimdrüsenpartie gezwungen, den vorderen Schwimmblasenabschnitt zu umwachsen. Auf diese Weise entsteht der Doppelwinkel. Dabei kann sowohl das rechte als auch das linke Ovar asymmetrisch sein.

2.) Verkümmerung einzelner Ovarteile

a) Fisch Nr. 83/1954 (Abb. 10)

Verhältnisse dieser Art fallen sofort ins Auge, da ganze Ovarteile nur als Rudimente vorhanden sind oder überhaupt fehlen.
Bei diesem dreisömmerigen Karpfen sind die caudalen Abschnitte der Ovarien verschieden stark reduziert.
Auf der rechten Seite erstreckt sich das Ovar nur vom cranialen Drittel des vorderen Schwimmblasenteiles bis zu dessen Einschnürung. Etwa die Hälfte des Ovars ist verkümmert. Anstatt des caudalen Abschnittes ist nur ein außergewöhnlich langer Ovidukt sichtbar. Da er viel schmaler als das sonst an dieser Stelle verlaufende Ovar ist, sieht man die Lappen der mittleren Rumpfniere.
Der vorhandene craniale Ovarabschnitt zeigt keine morphologischen Besonderheiten. Vereinzelte Blutgefäße sind sichtbar, große Einfaltungen oder Abkammerungen fehlen.
Die Ausbildung des linken Ovars ist etwas besser. Von der Mitte des vorderen Schwimmblasenteiles erstreckt es sich noch über dessen Einschnürung caudalwärts. Sein Ovidukt verschmilzt nach kurzer Strecke mit dem der rechten Ovarseite. Der unpaare Gang verläuft bis in die Aftergegend.

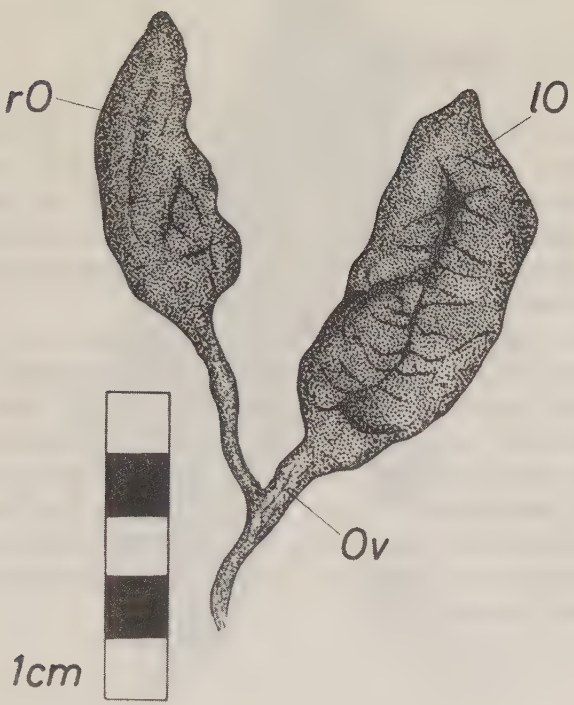

Abb. 10. Verkümmerung einzelner Ovarteile. In diesem Fall sind die caudalen Abschnitte des Ovars verkümmert; lO linkes Ovar, Ov Ovidukt, rO rechtes Ovar.

Auch das linke Ovar zeigt keine großen Einfaltungen, besitzt aber das schon oft erwähnte längsverlaufende Blutgefäß mit Seitenverzweigungen. Im ganzen gesehen ist es um ein Viertel länger als das rechte Ovar.

b) Fisch Nr. 88/1953 (Abb. 11)

Bei diesem Karpfen ist die rechte Ovarseite vollkommen verkümmert. Obwohl es sich um einen K_4 handelt, sind beide Schwimmblasenabschnitte sichtbar, ebenso die rechte Partie der mittleren Rumpfniere. Nur im Bereich des caudalen Schwimmblasenteils erstreckt sich das winzige fleischfarbene Rudiment des rechten Ovars.
Das linke Ovar ist vollkommen normal ausgebildet und zeigt alle Kriterien seiner Altersstufe. Der Ovarialsack durchzieht die ganze Leibeshöhle und besitzt schon zahlreiche Einfaltungen. Kreuz und quer verlaufen die Bindegewebsstränge und Blutgefäße. Durch die große Anzahl reifer Eier hat die Gonade die typische grünlich-gelbe Farbe.
Nur eine laterale Randpartie auf höhe der Schwimmblaseneinschnürung ist durch die Ansammlung unreifer Eier rötlichbraun gefärbt.

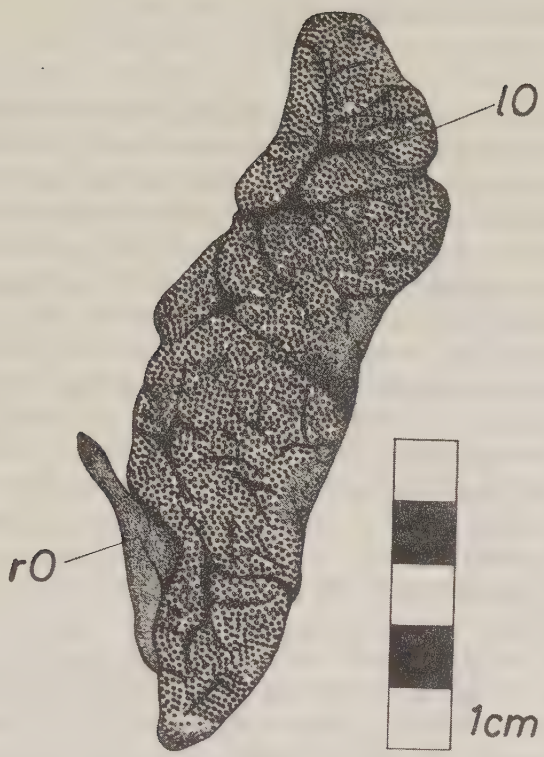

Abb. 11. Verkümmerung einzelner Ovarteile. Das rechte Ovar ist bis auf ein kleines Rudiment verkümmert; lO linkes Ovar, rO rechtes Ovar.

V. Der laichreife Karpfen

1.) Zeitpunkt der Laichreife

Innerhalb der zyklischen Veränderungen des Ovars stellt der Laichvorgang einen wichtigen Abschnitt dar. Auf seine Probleme wird in diesem Kapitel näher eingegangen.
Im allgemeinen läßt sich bei den Wirbeltieren die Tatsache feststellen, daß mit Erreichung der Geschlechtsreife das Wachstum aufhört oder zumindest stark verlangsamt wird. Für einen Großteil der Fische trifft dies nicht zu. Nach dem Eintreten der Geschlechtsreife wachsen sie weiter, wenn auch in beiden Geschlechtern manchmal verschieden. Der Laichvorgang wiederholt sich dann in dem für die Fischart charakteristischen Abstand, entweder jedes Jahr, mehrmals im Jahr oder auch nur alle paar Jahre.
Bei den Fischen ist also zwischen dem einmaligen Eintritt der Geschlechtsreife und der sich periodisch wiederholenden Laichreife zu unterscheiden.
Allerdings gibt es bekannte Ausnahmen. Bei den Flußneunaugen, den Flußaalen und den Lachsen erschöpft die Wanderung zu den Laichplätzen und der Laichvorgang selbst den Organismus so stark, daß die Schäden nicht reversibel sind und der Fisch nach dem Ablaichen meist stirbt.
Beim Karpfen wiederholt sich der Laichvorgang nach der Geschlechtsreife im 4. Jahr meist jedes darauffolgende Jahr.
Dabei darf nicht vergessen werden, daß es sich bei diesen Angaben um die Zuchtform des europäischen Karpfens handelt. In tropischen Ländern tritt die Geschlechtsreife nach SUWOROW schon viel früher ein. In Mittelasien sind Karpfen nach 2 Jahren und in Java, wo sie das ganze Jahr hindurch alle 8 Wochen laichen, bereits nach 1 1/2 bis 2 Jahren laichreif.

STEFFENS (1964) gibt an, daß zwischen Wild- und Teichkarpfen hinsichtlich der Laichreife ein Unterschied von einem Jahr besteht. Wie der Arbeit zu entnehmen ist, bezogen sich die Untersuchungen aber nicht direkt auf Wildkarpfen aus verschiedenen Gebieten, sondern nur einige wenige Laicher aus dem Velencer See in Ungarn wurden in Königswartha zum Ablaichen gebracht und dann deren Nachkommenschaft mit gleichalter Brut von Teichkarpfen in der Folgezeit verglichen. Ob sich aber aus dieser einen Untersuchungsreihe die Regel aufstellen läßt, daß der Wildkarpfen 1 Jahr früher reif wird als der Teichkarpfen, ist fraglich. Bei den Wildkarpfen aus Ungarn kann es sich um eine südlichere Rasse handeln, die dann durchaus früher laichreif werden kann.
Interessant wäre in diesem Zusammenhang eine vergleichende Untersuchung, die sowohl das Eintreten der Geschlechtsreife als auch Größen- und Gewichtszunahme beim Wild- und Teichkarpfen in verschiedenen Ländern berücksichtigt.

2.) Das verschiedene Wachstum von Milchner und Rogner

An dieser Stelle darf das verschiedene Wachstum von Milchner und Rogner nicht unerwähnt bleiben.
Vor allem WUNDER (1949) hat in dieser Richtung viele Untersuchungen durchgeführt und auf wichtige Dinge hingewiesen. Betrachtet man das Wachstum von Milchner und Rogner nach Eintritt der Geschlechtsreife, so treten deutliche Unterschiede auf. Beim Milchner zeigt sich mit dem Laichansatz eine deutliche Wachstumshemmung. Selbst unter günstigen Umweltbedingungen hat er oft ein niedriges Gewicht, langgestreckte Form, großen Kopf, große Sinnesorgane und lange Flossen, d.h. er zeigt eine deutliche Hungerform. Im Frühjahr und Herbst sollen die reifen Milchner bei leichtem Druck auf den Leib Milch abgeben.

Eine Betrachtung des Rogners zeigt, daß er im 4. Jahr trotz Erreichen der Geschlechtsreife eine Mastform hat (großes Gewicht, hochrückig, kleinen Kopf, kleine Sinnesorgane und kurze Flossen). Darauf ist bei der Auslese von Zuchtkarpfen zu achten. WUNDER schreibt dazu: "Die langsam wachsenden männlichen Tiere müssen kleiner sein als die schnell wachsenden Weibchen, da große Tiere im männlichen Geschlecht sehr leicht überaltert und zur Zucht ungeeignet sein können".
Abschließend soll noch auf einen Fehler hingewiesen werden, den viele Fischzüchter begehen. Vielfach läßt sich beobachten, daß Teichwirte unterentwickelte Fische einer Altersklasse zurücksetzen, d.h. in einen Teich zusammen mit jüngeren Fischen geben. Häufig werden K_3 in einen K_2-Teich zurückgesetzt. Im darauffolgenden Sommer werden sie dann laichreif. Laichen solche Fische in einem K_3-Teich ab, der ja unter Umständen schon reife Milchner enthält, so kann Brut aufkommen, die verständlicherweise hinsichtlich ihrer Konstitution sehr schlecht ist, nicht richtig wächst und den Fischbestand vermischt. Außerdem kann durch die Brut, die oft nach Millionen zählt, Nahrungsmangel im Teich auftreten. Das Abwachsen der eigentlichen Satzfische wird dadurch beeinträchtigt und verschlechtert das Zuchtergebnis oft sehr stark. BOLOCK (1963) zeigt in einer Untersuchung den Unterschied zwischen normalen und zurückgesetzten Karpfen hinsichtlich der Ovargröße.

3.) Die Wirkung der Hypophyse

Bei den Wirbeltieren stellt die Hypophyse das Kontrollorgan des endokrinen Systems dar. Von ihr werden Hormone produziert, die einen starken Einfluß auf das Wachstum der Gonaden ausüben und die man deshalb ihrer Wirkung nach

als gonadotrop bezeichnet. Auch bei den Fischen erfolgt die Fortpflanzungstätigkeit zyklisch zu einer bestimmten Jahreszeit. Diese Aktivität ist das Ergebnis einer vermehrten Ausschüttung gonadotroper Hormone durch die Hypophyse. Der Reiz dazu erfolgt sicher durch endogene und exogene Faktoren. Von den exogenen Faktoren sind es vor allem klimatische Bedingungen, die einen starken Einfluß haben. Das erklärt z.B. auch die frühe Laichreife des Karpfens in tropischen Ländern. Der gesamte Wirkungsmechanismus zwischen Hypophyse, einzelnen Organen und der Umwelt ist aber äußert kompliziert und läßt sich in seinen einzelnen Phasen nur sehr begrenzt nachahmen.
Das zeigen eine ganze Reihe von Untersuchungen mit verschiedensten Ergebnissen.
Sicher spielen dabei Alter, Größe, Geschlecht und Zustand des Fisches eine große Rolle.
Viele Hormone der Hypophyse sind auch nicht wirkungsspezifisch, sondern zeigen ein breites Wirkungsspektrum.
WUNDER (1931) gelang es durch Einspritzen von männlichen Geschlechtshormonen das Hochzeitskleid des Bitterlingsmännchens vor der Laichzeit zu induzieren und über längere Zeit zu erhalten. Auch das Pflanzenalkaloid Yohimbin zeigte gute Ergebnisse.
1936 gibt WUNDER einen Überblick über eine Reihe derartiger Versuche, auch von anderen Forschern, z.B. über die Ausbildung der Legeröhre beim Bitterlingsweibchen.
VIVIEN (1958) diskutiert die Entfernung der Hypophyse bei Teleosteern. Danach erfolgt nach ihrer Exstirpation die Rückbildung der Gonaden und sekundär des Genitaltraktes zusammen mit den saisonbedingten, sexuellen sekundären Geschlechtsmerkmalen. Die Rückbildung des Ovars geht umso langsamer, je weiter es anfangs entwickelt war.
Dieser Vorgang soll reversibel sein, so daß durch Transplantation oder Injektion von Hypophysen eine funktionelle

Wiederherstellung der Gonaden und der sekundären Geschlechtsmerkmale möglich ist.
Bei den weiblichen Fischen folgt der Hypophysektomie in absehbarer Zeit der Stillstand der Dotterbildung, ohne Zweifel an komplexe Faktoren geknüpft, die gleichermaßen den Fettstoffwechsel betreffen.
Die jungen Oocyten ohne Dotter bestehen weiter. Die Hypophyse kontrolliert die Keimbahn also erst von den "kritischen Stadien" ab, d.h. zu Beginn der Dotterbildung.
Van OORDT und BRETSCHNEIDER registrierten beim Aal eine frühzeitige Reifung mit Hilfe von Hypophysenextrakt von Fischen und Säugern. Die Extrakte, die von Säugetieren stammten, zeigten sich dabei weniger aktiv als diejenigen der Fische. Umgekehrt zeigte HIRSCHENBLATT, daß die Hypophyse des Karpfens fähig war, sowohl die follikuläre als auch die luteinisierende Phase beim Kaninchen zu überwachen. Dies ist zumindest ein Beweis, daß die Hypophyse der Fische gonadotrope Stoffe sezerniert. Wieviele es im einzelnen sind und welche spezifischen oder komplexen Wirkungen sie zeigen, ist auch heute noch weitgehend unbekannt.
Künstliche Eingriffe, wie Exstirpation, Kastration oder umgekehrt Einspritzung von Hormonen sind deshalb mit Vorsicht und Weitblick anzuwenden und versprechen bei der Fischzucht erst dann bleibenden Erfolg, wenn man ihre Wirkung genau kennt. Mit ziemlicher Sicherheit läßt sich nur feststellen, daß die Hypophyse auf zweierlei Weise in die Regelung der Geschlechtsfunktionen eingreift:

a) Durch eine langsame und langanhaltende, saisonweise auftretende Tätigkeit bewirkt sie die Reifung der Geschlechtsprodukte, die für das jährliche Ablaichen bestimmt sind und reguliert das sexuelle Verhalten, sei es direkt oder über Genitalhormone.
b) Durch eine kurze aber sehr starke Funktionstätigkeit bewirkt sie das Ablaichen.

4.) Der Laichvorgang

Der Wildkarpfen laicht in Überschwemmungsgebieten von Flüssen und Seen ab. Grasflächen, die das ganze Jahr über trocken liegen, werden vom Wasser überspült. Infolge ihrer geringen Tiefe erwärmen sich diese Flächen sehr rasch und enthalten zahlreiche Nahrungstiere (Plankton).
Um in Teichwirtschaften das Ablaichen von Karpfen zu erreichen, müssen deshalb durch entsprechende Laichteiche die natürlichen Verhältnisse nachgeahmt werden. Bekannt sind der Dubisch- und der Hoferlaichteich.
Die Zuchtfische sollen im weiblichen Geschlecht mindestens 5 Jahre im männlichen mindestens 4 Jahre alt sein. Eine Grenze nach oben ist schwer zu nennen. EINSELE berichtet von 21 Jahre alten Laichkarpfen, die gute K_1 lieferten. Außerdem besitzen große Rogner auch größere Eier als kleine. Die Larven, die aus solchen großen Eiern schlüpfen, sind von vornherein begünstigt, da sie mehr Dotter zu ihrer Entwicklung zur Verfügung haben.
Eine ganze Reihe von Faktoren bestimmen die Laichwilligkeit. Einmal muß die Wassertemperatur auf 19 bis 20 Grad ansteigen. Sie soll dauernd über 15 Grad liegen und auch nachts nicht wesentlich absinken. Partner des anderen Geschlechtes müssen vorhanden sein. Wichtig ist auch der Sinneseindruck, daß ein geeigneter Laichplatz vorhanden ist (Pflanzen). Ein entscheidender Reiz ist die Phase des Laichspieles. Die Rogner werden von den Milchnern verfolgt, getrieben.
Erst die Summierung dieser Reize leitet von der Hypophyse gesteuert den letzten irreversiblen Vorgang der Eireifung, nämlich die Loslösung von der Eierstockswand ein.
Der Laich verläßt den Geschlechtsporus der Rogner und die Eier werden durch die von den nachfolgenden Milchnern ausgeschiedenen Spermien befruchtet. Der ganze Laichvorgang dauert normalerweise mehrere Stunden, beim Wildkarpfen mehrere Tage.

Die künstliche Befruchtung stößt beim Karpfen auf Schwierigkeiten. Im Gegensatz zu den Salmoniden läßt sich der Karpfen nur während des Laichspieles abstreifen. Der Beginn des gesamten Laichvorganges läßt sich nur bedingt voraussagen. Häufig beginnt er in den frühen Morgenstunden. Allein durch Beobachtung läßt sich dann der Zeitpunkt des Laichspieles feststellen. In dieser Phase müssen die Karpfen gefangen und abgepreßt werden. Da die abgepreßten Eier leicht verkleben, müssen sie möglichst voneinander getrennt, um das Verpilzen zu vermeiden, auf eine entsprechende Unterlage gebracht und dann belüftet werden. Die ganze Technik der künstlichen Karpfenerbrütung ist noch nicht voll ausgereift. Eingehend mit der künstlichen Befruchtung beim Karpfen beschäftigten sich PROBST (1937) und WOYNAROVICH (1953).

5.) Das abgelaichte Ovar

Sofort fallen die Veränderungen auf, die das abgelaichte Ovar zeigt. Zunächst hat es ganz bedeutend an Volumen verloren und erscheint schlaff, da ja die meisten Eier abgegeben wurden. Das Eimaterial ist nicht mehr einheitlich, sondern Partien mit großen, nicht abgelaichten Eiern wechseln ab mit Stellen, die gar keine oder nur kleine Eier enthalten. Die Oberfläche der Keimdrüse erscheint deshalb uneinheitlich und fleckig. Der Hauptverlauf der Bindegewebestränge ist deutlich sichtbar und zeigt teilweise entzündete, blutunterlaufene Stellen (Abb. 12). Wahrscheinlich handelt es sich jedoch um ein Ovar, das nicht total leer ist, weil nach mündlichen Berichten die Schrumpfung dann noch extremer ist. Andere morphologische Veränderungen als die bisher bei den einzelnen Altersklassen behandelten treten nicht auf. Die Einschnürungen und Abkammerung einzelner Ovarteile sind noch deutlich sichtbar,

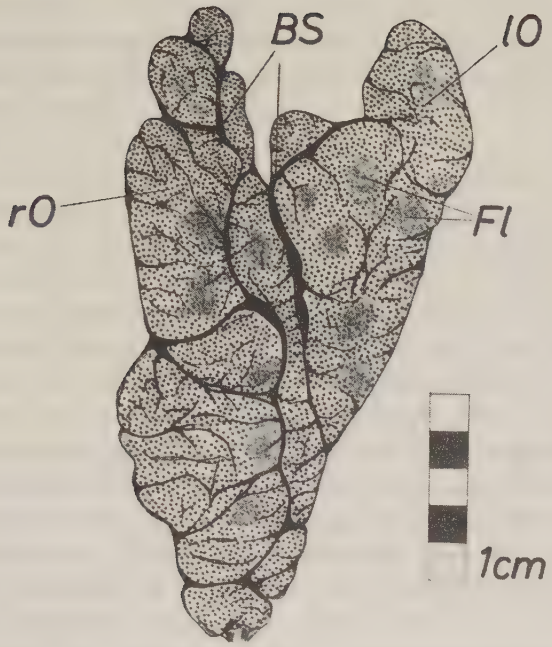

Abb. 12. Abgelaichtes Ovar. Deutlich sieht man die Flecken (Fl) und starken Bindegewebestränge (BS), die z.T. blutunterlaufen sind; lO linkes Ovar, rO rechtes Ovar.

wenn auch durch die Schrumpfung verkleinert. Auch die Längsausdehnung hat abgenommen. Sie reicht jetzt vom vorderen Drittel des cranialen Schwimmblasenabschnittes bis kurz vor den After.
Rückblickend läßt sich feststellen, daß ein abgelaichtes Ovar durch Schlaffheit, entzündete und blutunterlaufene Stellen, sowie durch uneinheitliches Eimaterial zu erkennen ist.

6.) Der Laichverhalt

Relativ häufig kommt es in der Teichwirtschaft vor, daß Fische schlecht oder überhaupt nicht ablaichen. Diese Erscheinung bezeichnet man als Laichverhalt.
PROBST (1956) berichtet von einer Versuchsreihe, wo von 324 Laichpaaren nur 244 normal ablaichten, also etwa 75 %. Die anderen 25 % zeigten Laichverhalt. Es wurden praktisch alle möglichen Faktoren geprüft, die das Laichgeschäft positiv oder negativ beeinflussen können. Die direkten Ursachen der Fehlleistung sind jedoch weitgehend unbekannt. Sicher ist nur, daß der hohe Prozentsatz an Fischen - im vorliegenden Fall 25 % - unnatürlich ist. Es erscheint kaum denkbar, daß unter natürlichen Verhältnissen nur 75 % der Fische ablaichen, die anderen 25 % aber den Laich nicht abstoßen. Alle Fische mit Laichverhalt zeigen meist pathologische Veränderungen des Ovars und sind entweder während der nächsten Laichperiode inaktiv, steril oder sie gehen in der Folgezeit ein.
Das aber kann eine Fischart ohne Brutpflege und mit einer sehr hohen Verlustquote der Nachkommenschaft in ihrem Fortbestand gefährden. Die Fehlleistungen beim Laichgeschäft stehen sicher in irgend einem Zusammenhang mit der Domestikation, bzw. der Zucht des Karpfens.

Häufig wird stark Inzucht betrieben. Zum anderen ist aber die genaue Nachahmung der natürlichen Verhältnisse nur in begrenztem Umfang möglich. Die Zuchtauswahl erfolgt meistens nach wirtschaftlichen und nicht nach natürlichen bzw. physiologischen Gesichtspunkten. Für eine Verzögerung beim Ablaichen und die Entstehung des Laichverhaltes sind also verschiedene Möglichkeiten denkbar. Einige davon sollen im folgenden diskutiert werden.

Eine Verzögerung des Ablaichens ist häufig nach Temperaturstürzen zu beobachten. Wenn die Witterung zu kalt ist wird das Laichgeschäft verschoben. Das ist aber nur bis zu einem gewissen Grade möglich. Durch andere Faktoren, die weiter oben erläutert wurden, schreitet die Eireifung weiter. Schließlich wird dann abgelaicht, oft unter relativ ungünstigen Witterungsverhältnissen.

Manchmal erfolgt das Laichgeschäft periodisch und erstreckt sich eventuell über mehrere Tage. Sicher handelt es sich hierbei um eine ursprüngliche Form des Ablaichens. Beim Wildkarpfen lassen sich mehrere Ablaichwellen im Wechsel von 7 bis 9 Tagen beobachten, d.h. bei der Wildform des Karpfens erfolgt die Eireifung wahrscheinlich abschnittsweise.

Vielfach zeigt sich auch, daß Fische erst Wochen später ablaichen, unter Umständen ohne Milchner. Die Eier sind dann zwar nicht besamt und befruchtet, der Fisch zeigt aber im nächsten Jahr keine physiologischen oder pathologischen Störungen. Diese "Ausweichmöglichkeit" kommt in der Natur auf Grund der stark wechselnden Umweltbedingungen sicher öfters vor.

In der Teichwirtschaft ist daran zu denken, daß auch die Milchner beim Ablaichen versagen. Sie können einerseits überaltert sein und dann schlecht treiben. Andererseits bringen auch zu junge und eventuell unreife Milchner nicht den gewünschten Erfolg.

Weit unübersichtlicher sind die Ursachen des Laichverhaltes. Bei den exogenen Faktoren ist vorzugsweise an mechanische Schäden zu denken. Durch Druck, Schlag oder ähnliche Einflüsse können Verletzungen des Ovarialsackes oder innere Blutergüsse auftreten. Die Folge davon sind häufig Verhärtungen des Ovars. Sie geben sich meist schon durch ihre anomale Farbe zu erkennen. Im Gegensatz zu den gesunden, gelb-grünlich gefärbten Eimassen reicht ihre Farbskala von gelb über orange bis rötlichbraun. Solche Verhärtungen können dann beim Ablaichen Schwierigkeiten bereiten oder den Laichvorgang überhaupt unmöglich machen.
Neben den Einwirkungen von außen können Verhärtungen aber auch endogener Herkunft sein. Normalerweise werden nicht abgelaichte reife Eier resorbiert. (Auf die genauen mikroskopischen Verhältnisse wird im histologischen Teil der Arbeit eingegangen). Handelt es sich jedoch um größere Eimassen, so scheinen bei der Resorption Schwierigkeiten aufzutreten, die Eimassen verklumpen. Je näher dies am Ovidukt geschieht, umso größer ist die Gefahr, daß dieser dadurch verstopft wird. Im darauffolgenden Jahr wird das Ablaichen erschwert oder unmöglich.
Treten im Ovar sehr viele solcher verhärteter Klumpen auf, so sind die gesamten Vorgänge gestört. Ein Beispiel dazu bringt die Abb. 13. Der Fisch zeigte Laichverhalt und wurde deshalb einer Sektion unterworfen. Nach dem Eröffnen der Leibesnöhle fiel das stark entwickelte Ovar auf, das jedoch schon oberflächlich anders gefärbte Stellen erkennen ließ, an denen die Eier nicht normal ausgebildet waren. Nach Öffnen des Ovarialsackes kamen mehrere verschieden große, dicke Klumpen verhärteter Eimassen zum Vorschein. Sie wurden auch histologisch untersucht.
Als nächstes Stadium treten Ovarialzysten auf. Verhärtete Eimassen werden durch Bindegewebshüllen abgekapselt.

Abb. 13. Ovar eines Karpfens mit Laichverhalt. Der Ovarialsack ist geöffnet. Man erkennt deutlich einen verhärteten Klumpen (Kl).

Hohlräume entstehen, die neben resorbiertem Eimaterial oft eine seröse Flüssigkeit beinhalten. Solche Zysten wurden beim Karpfen von MULSOW (1912) und MANN (1936) beschrieben.

Während der Untersuchungen für die vorliegende Arbeit konnten auch die Verhältnisse bei einem Karpfen mit Ovarialzyste eingehend sowohl makroskopisch als auch mikroskopisch studiert werden.

Es handelte sich um einen Laichkarpfen mit Laichverhalt (Länge 55 cm, Gewicht 4950 g, Eingeweide 160 g. Rogen 600 g). Schon rein äußerlich fiel der Fisch durch seinen enorm aufgetriebenen Leib auf.

Die Sektion ergab, daß der Leber-Darmtrakt stark mit dem Ovar verwachsen und auf die rechte Seite verlagert war. Das Ovar zeigte zahlreiche durch die andersartige Färbung auffallende verhärtete Stellen. Im caudalen Teil des Ovars trat nach Eröffnung des Ovarialsackes eine große Zyste in Erscheinung. Sie wurde von einer kompakten, straff gespannten Bindegewebshülle umgeben. Auf ihr Zerschneiden hin trat eine orangegelbe, seröse Flüssigkeit zu tage. In der Flüssigkeit schwammen gelblich gefärbte degenerierte Eimassen. Eine weitere Untersuchung erbrachte den Beweis, daß auch im übrigen Ovar noch zahlreiche verhärtete Stellen vorhanden waren.

Das Endstadium stellt schließlich die multiple Zystenbildung dar, wobei das ganze Ovar von zahlreichen Zysten durchsetzt ist.

Nicht nur beim Karpfen, sondern auch bei anderen Fischen, z.B. bei der Forelle treten sowohl im männlichen, als auch im weiblichen Geschlecht derartige Veränderungen an der Keimdrüse immer wieder auf.

Die starke Ausbildung derartiger maligner Symptome ist zweifellos an zwei Bedingungen geknüpft. Einmal ist in den Geschlechtsorganen der Stoffwechselumsatz sehr hoch. Zum anderen behalten die Gewebe der Geschlechtsorgane zeitlebens die Fähigkeit zu starkem Wachstum.

Beide Eigenschaften zusammen ergeben aber die günstigsten Vorbedingungen für das Zustandekommen von Ovarialzysten.
Überblickt man alle Phasen des Laichverhaltes, so läßt sich eine fortlaufende Reihe pathologischer Veränderungen aufstellen. Sie reicht von leichter Verhärtung über Verklumpung der Eimassen bis zur Abkapselung und Zystenbildung. Diese pathologische Entwicklungsreihe spiegelt sich auch im histologischen Erscheinungsbild der fortlaufenden Eidegeneration wieder (Abb. 26).
Wie lassen sich nun solche Laichverhärtungen und damit der Laichverhalt vermeiden?
Vorbeugende Maßnahmen können nur begrenzt getroffen werden. Von einigen Fischereibiologen wird das Einspritzen von Hypophysenextrakt propagiert. Untersuchungen z.B. von STEFFENS zeigten aber, daß diese Methode nicht sicher ist. Außerdem muß daran gedacht werden, daß nicht nur Geschlechtshormone dem Fisch eingespritzt werden, sondern durch die Verabreichung ganzer Hypophysen auch andere Hormone in den Fischkörper gelangen, deren Wirkung gar nicht bekannt ist. Die einzige Möglichkeit, die dem Züchter offensteht, ist die Verwendung wirklich einwandfreien Zuchtmaterials. Tiere, die im Vorjahr schlecht abgelaicht haben, die grobe Verletzungen oder einen sehr harten und extrem aufgetriebenen Leib zeigen, sollten lieber vorher aussortiert werden.
WUNDER gibt auf Grund langjähriger Erfahrung noch folgenden Rat:
"Wenn der Bedarf an Brut gedeckt ist, gebe man allen noch übrigen Laichkarpfen in einem großen Teich, wo keine Brut aufkommt, Gelegenheit zum vollständigen Ablaichen, indem man Milchner und Rogner zusammen aussetzt".
Solche Fische, die vollkommen abgelaicht haben und deren Ovar voll funktionstüchtig ist, zeigen am seltensten Laichverhalt.

B. METRISCHE UNTERSUCHUNGEN

I. Allgemeine Betrachtungen

Im ersten Teil dieser Arbeit wurde versucht, einen Einblick in die Entwicklung des Karpfenovars von der embryonalen Anlage bis zum voll funktionstüchtigen Organ zu geben.

Dieser zweite Teil beschäftigt sich nun eingehender mit den Beziehungen der Keimdrüse zu den anderen Organen der Leibeshöhle hinsichtlich ihrer relativen und absoluten Gewichtsverhältnisse.

Um für Organgewichte Durchschnittswerte zu erhalten, ist es erforderlich, eine große Anzahl von Fischen zu untersuchen. Auch bei dem umfangreichen Untersuchungsmaterial, das zur Verfügung stand, sind Fehlerquellen jedoch unvermeidbar. Obwohl das Material relativ einheitlich ist, da es sich um Zuchtfische einzelner Altersklassen (K_1, K_2 usw.) handelt, hängt das Wachstum der Fische von vielen Außenfaktoren ab, wie Größe der Brut, Besatzdichte, Nahrungsmenge des Teiches, Temperatur, Güte des Wassers (pH-Wert, Sauerstoffgehalt), künstliche Fütterung, Krankheiten, Parasitenbefall usw.

Bei Leistungsprüfungen wird neben der äußeren Körperform des Fisches auch auf die gewichtsmäßige Ausbildung innerer Organe geachtet, da sie den Marktwert des Fisches beeinflussen. Besonders WUNDER (1936, 1942) verfolgt diese Ergebnisse seit vielen Jahren.

Es muß noch darauf hingewiesen werden, daß unter dem Begriff "Eingeweide" folgende Organe zusammengefaßt wurden: Darm, Leber, Milz, Schwimmblase und Niere.

II. Die einzelnen Altersklassen

1.) Der einsömmerige Karpfen

Die Geschlechtsorgane sind nur als zwei dünne fädige Gebilde angelegt, deren Gewicht unter 1 Gramm liegt. Eine Unterscheidung des Geschlechtes ist mit bloßem Auge nicht möglich. Deshalb sind die Werte beim K_1, soweit sie die Gonade betreffen, von untergeordneter Bedeutung.

Durchschnittslänge des Fisches (total)	11,2 cm
Maximum	20,0 cm
Minimum	7,5 cm
Durchschnittsgewicht des Fisches	52,7 g
Maximum	265,0 g
Minimum	15,1 g
Durchschnittsgewicht der Eingeweide	11,7 g
Maximum	58,3 g
Minimum	3,3 g
Eingeweidegewicht zu Körpergewicht	22,0 %

2.) Der zweisömmerige Karpfen

Eine Unterscheidung der Geschlechter ist leicht möglich. Die beiden Ovarien sind als dünne, bandförmige Gebilde zu erkennen. Leicht gekörnt, fleischfarben.

Durchschnittslänge des Fisches (total)	23,6 cm
Maximum	43,5 cm
Minimum	15,0 cm
Durchschnittsgewicht des Fisches	565,6 g
Maximum	1670,0 g
Minimum	100,0 g

Durchschnittsgewicht der Eingeweide	58,8 g
Maximum	175,0 g
Minimum	15,0 g
Durchschnittsgewicht des Rogens	4,3 g
Maximum	15,0 g
Minimum	0,5 g
Rogengewicht zu Körpergewicht	1,1 %
Eingeweidegewicht zu Körpergewicht	10,8 %

3.) Der dreisömmerige Karpfen

Die Ovarien sind deutlich ausgebildet. Einzelne Eier mit bloßem Auge sichtbar, beginnende Einfaltung, Farbe bräunlich bis gelb.

Durchschnittslänge des Fisches (total)	32,2 cm
Maximum	47,0 cm
Minimum	21,0 cm
Durchschnittsgewicht des Fisches	1127,6 g
Maximum	2380,0 g
Minimum	290,0 g
Durchschnittsgewicht der Eingeweide	114,6 g
Maximum	270,0 g
Minimum	35,0 g
Durchschnittsgewicht des Rogens	19,8 g
Maximum	125,0 g
Minimum	2,0 g
Rogengewicht zu Körpergewicht	2,0 %
Eingeweidegewicht zu Körpergewicht	10,4 %

4.) Der viersömmerige Karpfen

Zeitpunkt der Geschlechtsreife. Beide Ovarien stark entwickelt. Reife Eier mit bloßem Auge sichtbar, zahlreiche Einfaltungen.

Durchschnittslänge des Fisches (total)	35,1 cm
Maximum	49,0 cm
Minimum	21,0 cm
Durchschnittsgewicht des Fisches	1380,7 g
Maximum	2775,0 g
Minimum	310,0 g
Durchschnittsgewicht der Eingeweide	132,5 g
Maximum	270,0 g
Minimum	10,0 g
Durchschnittsgewicht des Rogens	116,6 g
Maximum	535,0 g
Minimum	19,0 g
Rogengewicht zu Körpergewicht	8,7 %
Eingeweidegewicht zu Körpergewicht	9,8 %

5.) Der fünfsömmerige Karpfen

Die Ovarialsäcke sind prall mit Eiern angefüllt und nehmen den größten Teil der Leibeshöhle ein. Die Einfaltungen sind noch verstärkt.

Durchschnittslänge des Fisches (total)	44,0 cm
Maximum	51,0 cm
Minimum	33,0 cm
Durchschnittsgewicht des Fisches	2200,0 g

Maximum	3900,0 g
Minimum	1350,0 g
Durchschnittsgewicht der Eingeweide	174,2 g
Maximum	362,0 g
Minimum	106,6 g
Durchschnittsgewicht des Rogens	272,8 g
Maximum	590,0 g
Minimum	157,0 g
Rogengewicht zu Körpergewicht	12,4 %
Eingeweidegewicht zu Körpergewicht	7,9 %

6.) Der sechssömmerige Karpfen

Zuchtfischgröße. Zur Laichzeit füllen die Ovarien jeden verfügbaren Raum aus. Alle anderen Organe nehmen eine untergeordnete Stellung ein. Starke Einfaltungen und Abkammerungen.

Durchschnittslänge des Fisches (total)	53,1 cm
Maximum	61,0 cm
Minimum	47,0 cm
Durchschnittsgewicht des Fisches	4662,5 g
Maximum	5750,0 g
Minimum	3080,0 g
Durchschnittsgewicht der Eingeweide	238,3 g
Maximum	340,0 g
Minimum	120,0 g
Durchschnittsgewicht des Rogens	920,3 g
Maximum	1305,0 g
Minimum	660,0 g
Rogengewicht zu Körpergewicht	19,7 %
Eingeweidegewicht zu Körpergewicht	5,0 %

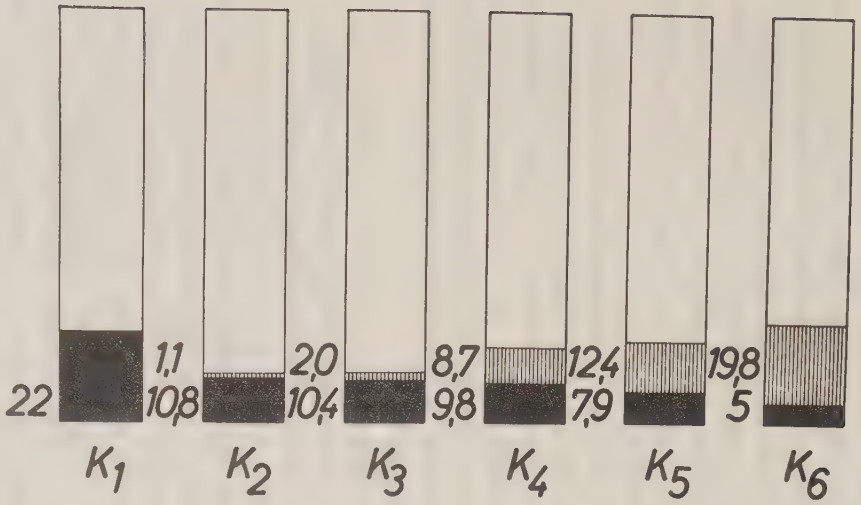

Abb. 14. Weiße Säule: Körpergewicht. Schwarze Säule: Eingeweidegewicht in % des Körpergewichtes. Gestreifte Säule: Rogengewicht in % des Körpergewichtes.

III. Diskussion der Ergebnisse

Nach Angabe der absoluten und relativen Werte bei den einzelnen Altersklassen lohnt sich ein Vergleich.
Die Abb. 14 zeigt die Verhältnisse noch deutlicher.
Die durchschnittliche Körperlänge nimmt vom K_1 zum K_2 um das Doppelte, das Gewicht etwa um das 10 fache zu. Das Rogengewicht fällt beim K_1 überhaupt nicht in Betracht, beim K_2 beträgt es im Durchschnitt 4,3 g oder 1,1 % des Körpergewichtes. Das Eingeweidegewicht nimmt zwar absolut um das Fünffache zu, sinkt aber in Prozenten ausgedrückt beim K_2 um die Hälfte ab.
Vom K_2 zum K_3 nimmt die Durchschnittslänge nur noch um ein Drittel zu, das Durchschnittsgewicht verdoppelt sich. Absolut steigt das Rogengewicht von 4,3 g auf 19,8 g also etwa um das 4 1/2 fache, nimmt aber trotzdem nur 2 % des Körpergewichtes ein. Das Eingeweidegewicht nimmt zwar um das Doppelte zu, bleibt aber in Prozenten ausgedrückt annähernd gleich (10,4 %).
Betrachtet man die Verhältnisse zwischen K_3 und K_4, so macht sich deutlich eine Verzögerung bemerkbar, die auf den Eintritt in die Geschlechtsreife zurückzuführen ist. Die Längenzunahme ist geringer und steigt von 32,2 cm auf 35,1 cm an. Die Gewichtszunahme beträgt immerhin noch ein Fünftel (22,7 % genau). Eine bedeutende Zunahme erfährt die Gonade. Sie steigt knapp um das Sechsfache und nimmt 8,7 % des Körpergewichtes ein. Das Gewicht der Eingeweide nimmt absolut kaum zu und beträgt 114,6 g beim K_3, 132,5 g beim K_4. In Prozenten ausgedrückt 9,8 % des Körpergewichtes. Die Gonade ist beim K_4 also fast so schwer, wie alle übrigen Eingeweide zusammen.
Vom K_4 zum K_5 nimmt die Länge wieder knapp um ein Viertel, das Gewicht um mehr als die Hälfte zu.

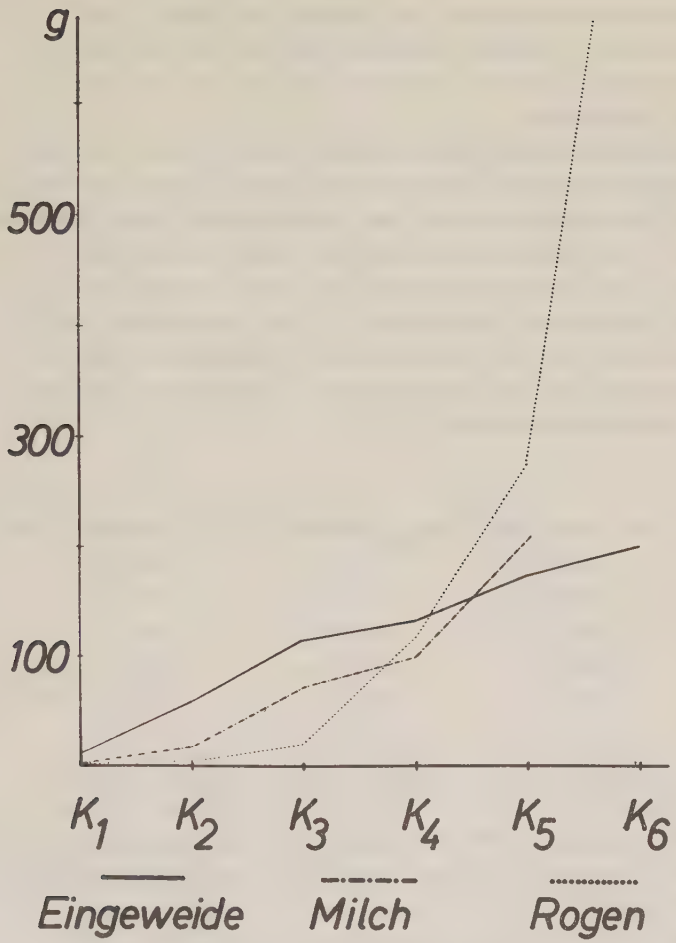

Abb. 15. Absolute Gewichtszunahme von Milch, Rogen und Eingeweide.

Das Rogengewicht steigt weiter an. Im Durchschnitt ist die Gonade jetzt 2 1/4 mal schwerer als beim K_4, das sind 12,4 % des Körpergewichtes. Die Eingeweide nehmen absolut um ein Drittel zu, relativ beträgt ihr Gewichtsanteil 7,9 %. Absolut und relativ liegt das Gewicht der Gonade über dem der Eingeweide.
Diese Gegensätze werden vom K_5 zum K_6 noch verstärkt. Die Längenzunahme beträgt ein Fünftel, die Gewichtszunahme mehr als das Doppelte. Das Rogengewicht nimmt fast um das 3 1/2 fache zu. Es beträgt jetzt 920 g oder 19,8 % also rund ein Fünftel des gesamten Körpergewichtes!
Die Eingeweide nehmen nur 5 % des Körpergewichtes ein.
Bevor auf den Marktwert näher eingegangen wird, kurz noch ein Vergleich von Körpergewicht und Gonadengewicht bei Milchner und Rogner.

	Rogner		Milchner	
	Körpergewicht	Rogengewicht	Körpergewicht	Milchgew.
K_1	52,7 g		48,6 g	
K_2	565,6 g	4,3 g	405,2 g	17,5 g
K_3	1127,6 g	19,8 g	976,0 g	72,4 g
K_4	1380,0 g	116,6 g	1388,2 g	100,6 g
K_5	2200,0 g	272,8 g	1770,8 g	208,3 g
K_6	4662,5 g	920,3 g	-	-

Die Gewichtszunahme von Rogen, Milch und Eingeweide ist in Abb. 15 dargestellt. Das Eingeweidegewicht ist in beiden Geschlechtern annähernd gleich, wurde also nicht doppelt eingetragen. Deutlich zeigt sich der Unterschied im Wachstum zwischen Rogner und Milchner beim K_2 und K_3.
Beim K_4 hat das Rogengewicht das der Milch eingeholt und steigt nun bedeutend schneller an. Das Eingeweidegewicht ist vom K_4 ab in beiden Geschlechtern geringer. In der Abb. 16 wurden die Gewichtsanteile von Eingeweide, Rogen und Milch in Prozent des Körpergewichtes aufgetragen, um die Verhältnisse auch von dieser Seite aus zu beleuchten.

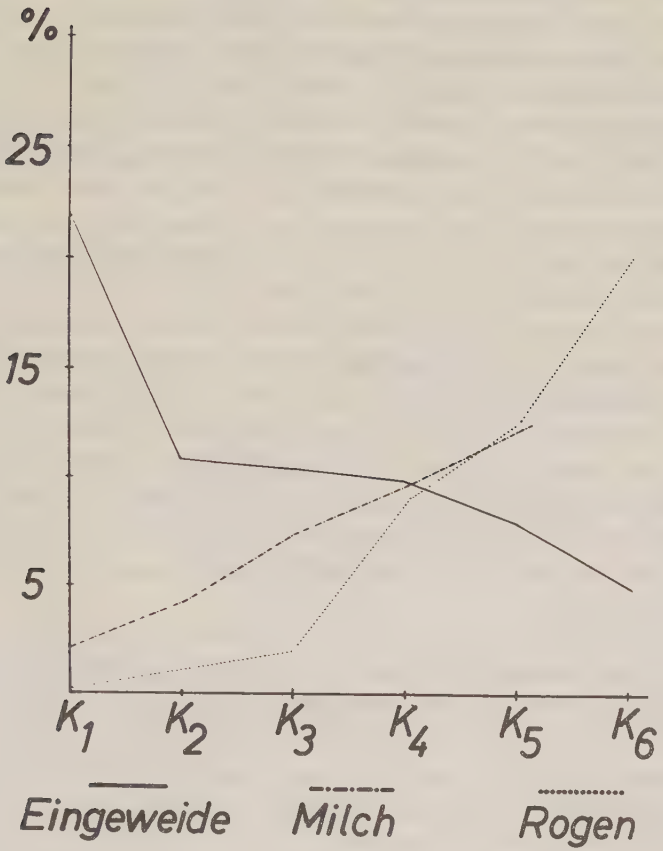

Abb. 16. Gewichtsanteile von Eingeweide, Rogen und Milch in Prozent des Körpergewichtes.

Auf Grund der nun bekannten Verhältnisse lassen sich konkrete Angaben über den Marktwert des Karpfens bei den einzelnen Altersklassen machen.
Dabei ist zu beachten, daß außer Eingeweide und Gonaden auch häufig Kopf und Skelett als Abfall gelten.
Der K_1 ist zu klein und kommt, bei uns jedenfalls für den Verkauf nicht in Betracht.
Der K_2 zeigt bei einem durchschnittlichen Körpergewicht von 565 g 10,8 % Eingeweide und 1,1 % Rogenansatz, d.h. rund 12 % Abfall. Der Marktwert ist abgesehen von der Fischgröße sehr gut. Ausländische K_2 haben oft ein Gewicht von 1000 g und mehr und damit einen entsprechend höheren Marktwert.
Beim K_3 beträgt das durchschnittliche Körpergewicht 1127 g, davon nehmen die Eingeweide 10,4 % und die Gonaden 2,0 % ein, zusammen also 12,4 % Abfall. Von allen Altersklassen ist hier beim K_3 der Abfall am geringsten. Das trifft für den Rogner zu, denn der Milchner ist im 3. Jahr geschlechtsreif und hat teilweise schon stark Milch angesetzt, selbst wenn sie noch innerhalb der 10 %-Grenze liegt. Von der Marktfähigkeit her besitzt der weibliche K_3 den höchsten Wert.
Es ist deshalb kein Wunder, daß sowohl vom Erzeuger, als auch vom Verbraucher diese Altersklasse bevorzugt wird. Viele Teichwirtschaften lassen nur K_1 oder K_2 zum K_3 abwachsen und betreiben keine eigene Zucht.
Umgekehrt schätzt der Verbraucher gerade dieses Alter, einmal wegen des geringen Abfalls, zum anderen, wegen der passenden Speisefischgröße.
Der K_4 ist hart an der Grenze. Zwar liegt sowohl Eingeweidegewicht als auch Rogengewicht unter 10 %. Es handelt sich aber um Durchschnittswerte und oft zeigt der K_4 schon einen erheblichen Laichansatz, der über 10 % liegt.

Das trifft auch für kleinere, überalterte Fische zu, die zurückgesetzt wurden. Auf diese Verhältnisse wurde im ersten Teil näher eingegangen. Hinsichtlich der Marktfähigkeit liegt der K_4 also weit unter dem K_3.
K_5 und K_6 schließlich sind nicht mehr marktfähig und haben praktisch nur als Zuchtfische Bedeutung.
Beim K_5 liegt das Rogengewicht bei 12,4 % und beim K_6 bei 19,8 %. Rechnet man das Eingeweidegewicht noch hinzu, so sind beim K_6 rund 25 % also ein ganzes Viertel des Fisches Abfall, dabei ist Kopf und Skelett noch nicht mitgerechnet.
In diesem Zusammenhang sei noch auf die Arbeit von WUNDER (1936) verwiesen. In einer Gegenüberstellung von Milchner und Rogner aus schlesischen Teichwirtschaften wird auf interessante Geschlechtsunterschiede hingewiesen.
Alle Werte und zwar sowohl für den Milchner, als auch für den Rogner liegen höher als die Durchschnittswerte süddeutscher Teichwirtschaften.
Der K_2 zeigt ein durchschnittliches Körpergewicht von 679 g, das Rogengewicht beträgt im Durchschnitt 6,5 g.
Die Werte des K_3 sind: 1429 g Körpergewicht, 40,9 g Rogengewicht.
Der K_4 hat ein Körpergewicht von 1922 g der Rogenanteil beträgt 216,7 g.
Sicher sind diese guten Ergebnisse auf die ausgezeichneten Bedingungen in Schlesien zurückzuführen, außerdem wurde stark gefüttert.
Mit der verschiedenen Ausbildung der Gonaden unter Hunger- oder Mastbedingungen beschäftigte sich ebenfalls WUNDER (1949). Auf Grund der Ergebnisse zeigt sich, daß unter Mastbedingungen mehr Milch und Rogen angesetzt wird als unter Hungerbedingungen.
Im einzelnen ergaben sich folgende Werte:

Beim $K_{2/3}$ betrug das Rogengewicht in Gramm
bei Hunger 10 g
bei Mast 40 g
Beim $K_{3/4}$ betrug das Rogengewicht in Gramm
bei Hunger 10 g
bei Mast 210 g
Beim $K_{4/5}$ betrug das Rogengewicht in Gramm
bei Hunger 50 g
bei Mast 150 g

IV. Morphologische Sonderfälle

Zunächst eine kurze Betrachtung über die verschiedene Ausbildung beider Ovarseiten.
Eine strenge Gesetzmäßigkeit läßt sich nicht feststellen. Wie im morphologischen Teil dargelegt wurde, herrschen beim Karpfen symmetrische Verhältnisse hinsichtlich der beiden Ovarhälften. Bei der starken Ausbildung im 4. und 5. Jahr kann allerdings durch ungleiche Wachstumsmöglichkeiten ein kleiner Unterschied auftreten. Ganz allgemein läßt sich sagen, daß gleiche Ausbildung und links- oder rechtsseitige ungleiche Ausbildung sich etwa die Waage halten. Beim abgelaichten Ovar ist der Unterschied manchmal größer, da die beiden Ovarialsäcke nicht immer gleichmäßig entleert werden.
Auf spezielle morphologische Sonderfälle und ihre Entstehungsmöglichkeiten wurde im ersten Teil näher eingegangen. An dieser Stelle sollen dazu nur noch einige Zahlenbeispiele angeführt werden.

K_4	Länge in cm	Körpergewicht in g	Gewicht der Ovarien links g	rechts g
142/51	37,0	1650	70	45
57/53	31,0	950	60	75
71/53	21,5	340	25	15
88/53	32,0	1130	38	1
2/63	40,0	2385	220	250
3/63	50,0	2435	50	130

V. Die Fruchtbarkeit des Karpfens

Die Eiproduktion eines Fisches hängt stark von den Umweltbedingungen ab.
Der Karpfen laicht von Natur aus in Überschwemmungsgebieten und treibt keine Brutpflege. Die Einflüsse, welche auf die Brut einwirken, wechseln sehr stark. Ein Temperatursturz kann die Brut stark dezimieren. Ist die Überschwemmung gering, so fehlen oft geeignete Laichplätze. Schon in den ersten Lebenstagen ist die Brut aber auch von anderen Feinden bedroht, von räuberischen Insektenlarven und von Amphibien. Beim Heranwachsen fällt ein großer Teil der Jungfische Raubfischen zum Opfer, nicht zu vergessen die fischfressenden Vögel. Bereits aus den eben angeführten Gründen ist die große Eizahl des Karpfens verständlich.
Mit Problemen der natürlichen Selektion und der Eizahl bei Fischen beschäftigte sich SVÄRDSON (1949) eingehender.
Der Eidurchmesser schwankt beim Karpfen zwischen 1 und 1,2 mm bei Eiern, die aus dem Ovar entnommen werden. Abgelaichte Eier sind durch Quellungserscheinungen etwas größer.

Die Angaben in der Literatur über die Eiproduktion des Karpfens gehen sehr auseinander und schwanken zwischen 100 000 und 2 000 000, STAFF (1910), PROBST (1956), NIKOLSKI (1957).

Das liegt sicher einmal an der verschiedenen Größe der untersuchten Fische, zum anderen aber an den unterschiedlichen Eizählmethoden. Zahlenangaben von Eiern ohne eine andere Bezugsgröße des Fisches bieten jedoch keinen grossen Nutzen, da sie sich nur bei Kenntnis der Einzeldaten umrechnen lassen.

Der Teichwirt sollte wenigstens ungefähr die voraussichtliche Eiproduktion seiner Zuchtfische kennen. Er kann daraus überschlagsmäßig berechnen, wieviel Brut aufkommen wird, wenn er eine bestimmte Zahl von Laichfischen einsetzt.

Weiterhin wären für die Praxis Anhaltspunkte wichtig, welcher Prozentsatz der Brut im Durchschnitt unter Normalbedingungen hochkommt. Leider liegen hierüber bisher keine genaueren Untersuchungen vor. Sie würden es aber ermöglichen, zusammen mit der vorausberechneten, zu erwartenden Eizahl sowohl eine Überproduktion an Brut und damit zu dichten Besatz und Nahrungsmangel, als auch einen Mangel an Brut zu vermeiden.

Im Rahmen dieser Arbeit wird deshalb versucht, genauere Angaben über die Fruchtbarkeit des Karpfens zu machen und einen brauchbaren Durchschnittswert für die Eizahl anzugeben, der sich außerdem leicht umrechnen läßt.

Zur Bestimmung der Eizahl dienten hauptsächlich zwei Methoden:

1.) Jeweils 10 Proben von 1 Gramm wurden aus frischen, unfixierten Ovarien an verschiedenen Stellen entnommen und die Zahl der reifen, makroskopisch sichtbaren Eier bestimmt. Grobe Bindegewebsteile kamen nicht mit in die Proben. Von den 10 ermittelten Eizahlen pro Gramm erfolgte dann eine Mittelwertsbestimmung.

Dieser Mittelwert, d.h. die mittlere Eizahl pro Gramm Rogen wurde auf das Gewicht des ganzen Ovars umgerechnet, abzüglich grober Bindegewebsteile. Dadurch ergab sich die Gesamteizahl des Fisches.

2.) Eine geeignete Versuchsanordnung gestattete es, das Volumen der Ovarien durch Wasserverdrängung zu messen. 10 Proben von je 1 cm^3 wurden aus verschiedenen Teilen des Ovars entnommen, ausgezählt und auf das Gesamtvolumen umgerechnet.

Auf diese Weise war ein Vergleich bzw. eine Umrechnung möglich zwischen den Eizahlen pro Kubikzentimeter und pro Gramm. Bei Berechnung der Volumenverhältnisse schwankte die Eizahl zwischen 700 und 1100 Eier pro Kubikzentimeter. Da in der Praxis Volumenbestimmungen umständlich sind, werden die Werte auf Gewichtsverhältnisse umgerechnet angegeben.

Die Eizahl pro Gramm schwankte zwischen 800 und 1200 Eiern. Als übersichtlicher und leicht zu merkender Durchschnittswert ergeben sich daraus rund

1000 Eier pro Gramm Rogen.

Um die Gesamteizahl des Fisches zu berechnen, muß das Gewicht des Ovars bekannt sein. Es läßt sich genau nur nach der Sektion des Fisches ermitteln. Durch die metrischen Untersuchungen ließ sich zeigen, daß bei der Zuchtfischgröße des Karpfens (K_6, K_7) das

Rogengewicht etwa 20 % des Körpergewichtes

beträgt. Bei bekanntem Körpergewicht ist es nun möglich, das Gewicht der Gonade abzuschätzen und daraus die Eizahl zu bestimmen. Auf Grund zahlreicher Berechnungen zeigte sich weiter, daß bei Zuchtfischen ein Durchschnittswert von

200 000 Eier pro kg Fischgewicht

angegeben werden kann. Mit diesen Durchschnittswerten läßt sich in der Praxis leicht operieren. Ein Zahlenbeispiel soll dies verdeutlichen.

Im April 1964 kam ein Laichfisch (K_6) mit folgenden Daten zur Untersuchung:

Länge total	57 cm
Gewicht	5070 g
Rogen	1040 g
Rogengew./Körperg.	20,3 %

Das Rogengewicht wird nun als unbekannt vorausgesetzt. Nach Anwendung des Durchschnittswerten 200 000 Eier pro kg Fischgewicht ergibt sich:

200 000 x 5070 = 1 014 000 Eier

Schätzt man das Gewicht der Keimdrüse auf 20 % des Körpergewichts, so kommt man auf rund 1000 g. Mit dem anderen Durchschnittswert 1000 Eier pro Gramm Rogen ergibt sich:

1000 x 1000 = 1 000 000 Eier,

also eine gute Übereinstimmung. Die Probe läßt sich nach der Sektion des Fisches bei dann bekanntem Rogengewicht durchführen:

1040 x 1000 = 1 040 000 Eier.

Die Eizahl des Fisches beträgt rund eine Million. Teilt man die ermittelte Eizahl (1 000 000) durch das Körpergewicht (5070 g), so kommt man wieder auf den Durchschnittswert von rund 200 000 Eier pro kg Fischgewicht.

Bei der außerordentlich großen Fruchtbarkeit des Karpfens erscheinen diese Durchschnittswerte vollauf genügend.

Abschließend muß noch erwähnt werden, daß mit zunehmender Fischgröße auch die Eier größer werden, d.h. die Anzahl pro Gramm nimmt ab. Für große Zuchtfische (K_7-K_{10}) gibt ein reduzierter Wert

175 000 Eier pro kg Fischgewicht

ebenfalls gute Ergebnisse.

Für den Züchter läßt sich daraus die Konsequenz ziehen, daß größere Zuchtfische auch größere Eier und damit Brut liefern, die hinsichtlich ihrer Entwicklung begünstigt ist. Im morphologischen Teil (Seite 34) wurde darauf kurz eingegangen.

C. MIKROSKOPISCHE ANATOMIE DES OVARS

I. Neuere Arbeiten

Im historischen Rückblick am Anfang dieser Arbeit wurden die wichtigsten Werke, welche sich mit der Anatomie der Teleosteergonaden befassen, aufgeführt.
In den letzten Jahrzehnten brachte aber eine Reihe von Untersuchungen neue Ergebnisse, die z.T. von den geschilderten Befunden älterer Autoren wesentlich abweichen. Viele Beobachtungen erwiesen sich als unrichtig und mußten revidiert werden.
RETZIUS faßte 1912 in seiner berühmten Arbeit alle bis dahin bekannten Tatsachen über die Eihüllen der Fische zusammen, ließ jedoch einige Fragen offen. Vor allem seine Zeichnungen waren ausführlich und klar.
SPEK erkannte 1933 die bipolare Differenzierung des Protoplasmas des Teleosteereies, eine Tatsache, die in der Folgezeit wieder in Vergessenheit geriet und erst später ihre Würdigung fand.
Mit dem Problem der Dotterbildung bei Cyprinus carpio setzte sich KONOPACKA (1935) auseinander.
MAKINO klärte 1938 die Chromosomenverhältnisse des Karpfens. MEIEN (1939) beschäftigte sich mit den saisonbedingten Veränderungen im Teleosteerovar.
GERBILSKI führte 1939 Untersuchungen über die Entwicklung der Oozyten des Karpfens in Abhängigkeit von der Temperatur durch.
Wichtige Ergebnisse bringt die Arbeit von ARNDT (1956). Neben histologischen und histochemischen Befunden wird auch auf die Bedeutung der von SPEK 1933 erkannten bipolaren Differenzierung hingewiesen. Neuere Untersuchungen über die Eihüllen führt STERBA 1957 durch.

ARNDT zeigt 1960 die Strukturverhältnisse der Cyprinideneihüllen auf, liefert einen Beitrag zur Entstehung der Rindenvakuolen und legt die Aufgaben des Kernes während der Oogenese dar.
Eine elektronenmikroskopische Untersuchung über Bildung und Struktur der Eihüllen bei Teleosteern nehmen STERBA und MÜLLER 1962 und 1963 vor.

II. Allgemeiner Überblick

Die bisherigen Untersuchungen lassen erkennen, daß die Oogenese der Teleosteer in ihren wesentlichen Grundzügen übereinstimmt.
Es hat deshalb nicht an Versuchen gefehlt, die einzelnen Entwicklungsphasen für alle Fische auf einen Nenner zu bringen. Zur Zeit sind etwa 30 Tabellen in Gebrauch, die sich nach makroskopischen und mikroskopischen Gesichtspunkten richten. Eine Auswahl bringt SUWOROW 1959.
Trotz dieser wünschenswerten Anfertigung einer internationalen und allgemein gültigen Tabelle für den Reifegrad der Eier bei allen Teleosteern muß dieser Versuch scheitern.
Die Umweltbedingungen, unter denen die Fische in den unterschiedlichsten Biotopen leben, haben auch der Oogenese ihren Stempel aufgedrückt.
Die Eier von Hochseefischen z.B. müssen Schwebeeinrichtungen besitzen, um nicht abzusinken. Werden die Eier in schnell fließenden Gewässern abgelaicht, so sind entweder wirksame Haftapparate erforderlich, oder aber eine Laichgrube wird im Untergrund geschaffen, welche die Eier aufnimmt. Sollen die Eier an Pflanzen angeheftet werden, muß ihre Oberfläche klebrig sein, oder spezielle Haftfäden aufweisen.
Im Laufe der Evolution hat sich nun eine Reihe von ethologischen Typen herausgebildet, die in ihrem Eiaufbau z.T.

sehr voneinander abweichen. Genauere Angaben lassen sich also nur innerhalb einer Art oder höchstens einer Gattung machen.
In diesem Teil der Arbeit wird versucht, einen Einblick in die Oogenese des Karpfens zu geben, d.h. die wichtigsten Entwicklungsphasen festzuhalten.
Die Einteilung in Stadien oder Phasen erfolgt im wesentlichen nach ARNDT (1956). Sie ist nicht zu aufgegliedert und kommt dem Grundschema der Teleosteeroogenese recht nahe. Außerdem beschäftigte sich ARNDT selbst eingehender mit den Verhältnissen bei Cypriniden.
GERBILSKI nahm 1939 eine Einteilung in 7 Stadien vor.
Erst die genaue Kenntnis dieser Tatsachen ermöglicht es, das histologische Erscheinungsbild der einzelnen Altersklassen anzusprechen und Angaben über den jeweiligen Entwicklungsstand der Oozyten im gesamten Ovar des Karpfens zu machen.

III. Frühentwicklung und Chromosomenverhältnisse

Aus dem Keimepithel entstehen keine fertigen Geschlechtszellen, sondern Gebilde, die sehr klein sind. Sie liegen in Nestern zusammen und werden als Oogonien bezeichnet. Ihr Charakteristikum ist ein auffallend großer blasenförmiger Kern. Der Durchmesser der Gesamtzelle liegt unter 30 μ. Durch mehrere mitotische Teilungen entstehen aus den Oogonien die Oozyten 1. Ordnung.
Die Darstellung der Desoxyribonukleinsäure (DNS) ist während des Ablaufes der Reifungsvorgänge Schwankungen unterworfen.
Verhältnismäßig gut darstellbar ist sie in den Oogonien, die sich deshalb zur Beobachtung der Chromosomenverhältnisse am besten eignen. Das gleiche gilt natürlich auch für die Spermatogonien.

Deshalb erscheint es vorteilhaft, an dieser Stelle etwas über die Chromosomenverhältnisse des Karpfens zu sagen. Erst 1938 wurden von MAKINO alle wesentlichen Fragen geklärt. Seine Untersuchungen bezogen sich auf verschiedene Karpfenrassen und einige andere asiatische Cypriniden. Das Ergebnis zeigte für den Karpfen - und zwar für alle Rassen - 104 Chromosomen im diploiden Satz. Diese Zahl ist im Wirbeltierreich einmalig. Nur von einem Elasmobranchier (Raja meerdervoortii) ist die gleiche Zahl bekannt.
Der Diploidkomplex der Karpfenchromosomen ist annähernd isomorph. Jedes Element erscheint einheitlich, kurz, dick und walzenförmig, mit einer geringen Größenvariation. Dieser Umstand und die minimale Größe der Zelle machen eine Beobachtung sehr schwierig. Durch die hohe Chromosomenzahl treten während der Metaphase Überdeckungen und Unregelmäßigkeiten auf. Die einzelnen Chromosomen sind radial angeordnet, wobei ihre zugespitzten Enden auf den Mittelpunkt der Äquatorialplatte zeigen.
In der primären Spermatozyte erscheinen während der Metaphase die Tetraden. Sie liegen für sich allein und sind deutlich genug, um eine genaue Bestimmung zu ermöglichen. Für die reduzierte Zahl der Chromosomen in der primären Spermatozyte ermittelte MAKINO 52, die erwartete Hälfte der Zahl, welche er in der Spermatogonie beobachtete. Eine Seitenansicht der Metaphasenspindel zeigt, daß die Tetraden eine längliche bis hantelförmige Gestalt besitzen. Mit ihrer Längsachse liegen sie parallel zur Spindel. In der Aufsicht erscheinen die Tetraden abgerundet. Sie können auch als dicke, kurze, hantelförmige Gebilde in Erscheinung treten.
Auch für die Spermatozyte 2. Ordnung wurde die gleiche haploide Zahl (52) ermittelt.
Neben MAKINO beschäftigte sich LIEDER 1954 mit den Chromosomenverhältnissen bei einheimischen Cypriniden.

Er führte Bastardisierungsversuche durch. Dabei kam er zu dem Ergebnis, daß die Zahl 52 im diploiden Satz häufig vorkommt und zwar bei der Plötze (Leuciscus rutilus), beim Blei (Abramis brama), beim Gründling (Gobio fluviatilis) und bei der Rotfeder (Scardinius erythrophthalmus). LIEDER vertritt deshalb die Ansicht, daß die Differenzierung der betreffenden Cyprinidenarten nicht auf dem Wege der Genomvervielfachung vor sich gegangen sein kann.
Diese Tatsachen sind im Zusammenhang mit den Verhältnissen beim Karpfen deshalb interessant, weil er genau die doppelte Anzahl von Chromosomen besitzt. LIEDER weist darauf hin, daß beim Karpfen möglicherweise der verdoppelte Chromosomensatz der Leuciscus- oder Abramisgruppe vorliegt, zumal er der schnellwüchsigste unter allen Cypriniden ist.
Er betont aber selbst die rein hypothetische Annahme dieser Betrachtungen. Unter dem gleichen Aspekt sind Vermutungen zu sehen, die auf eine, durch zukünftige zytologische Grundlagenforschung ermöglichte Polyploidisierung bei Fischen spekulieren. Die Alleloploidie ist ein wichtiger Faktor bei der Evolution der Pflanzen, nicht aber der Tiere.
Bis jetzt sind gezielte Genomvervielfachungen nur im Pflanzenreich erfolgt. Ein Beispiel ist die tetraploide Tomate, die gegenüber der diploiden größere Früchte bringt.
Der praktische Wert zytologischer bzw. zytogenetischer Untersuchungen bei Fischen liegt in der Möglichkeit, konkrete Angaben über Bastardentwicklung oder F_1-Sterilität zu geben. Bei der Zucht von Fischbastarden, die fremden Biotopen angepasst werden sollen, z.B. kälteren Zonen, spielt deshalb die Kenntnis der Chromosomenverhältnisse eine größere Rolle. Die Sterilität der Karpfkarausche z.B. ist wahrscheinlich in der Verschiedenartigkeit der Chromosomenzahlen zu suchen. Die Karausche (Carassius carassius L.) besitzt im diploiden Satz 94 Chromosomen, eine Zahl, die im Vergleich zu den anderen Cypriniden sehr abweicht.

IV. Die einzelnen Phasen der Eibildung

1.) Phase I

Die Oogenese des Karpfens läßt sich in 4 Phasen einteilen. Als Merkmale dienen dabei Größenunterschiede, Hüllbildungen, sowie histologische Kriterien. Auf histochemische Gegebenheiten wird nur hingewiesen, wenn es sinnvoll erscheint. Genaue Angaben in dieser Richtung finden sich bei KONOPACKA (1935) und ARNDT (1956).
Die Phase I umfaßt Oozyten mit einem Durchmesser von 30 bis etwa 150 µ. Bei sehr jungen Oozyten, die noch in Nestern zusammengefaßt sind, ist die Gestalt infolge der dichten Lagerung abgeplattet und unregelmäßig. Häufig handelt es sich dabei um das Übergangsstadium von Oogonien in Oozyten. Das Plasma ist homogen oder leicht granuliert, färbt sich aber nur sehr schwach. Die Kerne liegen häufig außerhalb des Zentrums, lassen sich aber gut anfärben. Charakteristisch ist ein zentral gelegener dunkelgefärbter Nukleolus. Mit zunehmendem Wachstum der Zelle verschwindet er, so daß nur eine Reihe von Einzelnukleolen in Erscheinung tritt. In diesem Stadium ist die Kernmembran bzw. der Randbezirk des Nukleus sichtbar.
Ein deutlich ausgebildetes Follikelepithel ist noch nicht vorhanden.
Diesen Abschnitt der Phase I kann man auch als Frühstadium bezeichnen. Im folgenden nimmt die Oozyte an Größe zu, ausserdem treten histochemiscne Veränderungen auf. Hat der Zelldurchmesser etwa 45 bis 50 µ erreicht, so zeigt die Oozyte eine typisch rundliche bis ovale Form mit konzentrischem Aufbau. Ein Vergleich mit dem Frühstadium zeigt nun gerade umgekehrte Verhältnisse. Das Plasma färbt sich mit Hämatoxylin (Delaf.) stark blau. In seinem Aufbau erscheint es weitgehend homogen. Der Kern ist nur noch schwach

färbbar und weist eine leicht körnige Struktur auf. Neben einem meist peripher gelagerten Nukleolus treten noch andere Nukleolen auf. Sie wandern später in den Randbezirk des Kernes. Gleichlaufend mit diesen Wachstumsvorgängen entwickelt sich das Follikelepithel. In der Literatur wird es auch als Granulosa bezeichnet. Zunächst lagern sich einzelne Zellen der Oozyte an. Später bilden sie eine flache zusammenhängende Schicht. Die Zellkerne zeigen einen langgestreckten Bau und sind unregelmäßig verteilt. Neben Derivaten des Keimlagers beteiligen sich auch Bindegewebselemente am Aufbau des Follikelepithels. Rein bindegewebigen Ursprungs ist eine Hüllschicht, die als Theca folliculi bezeichnet wird (Abb. 17, K_1 Winterstadium).

Die Follikelzellen dienen als Nährzellen und sind somit physiologisch den Sertolischen Zellen des Hodens vergleichbar. Betrachtet man die Verhältnisse im Ovar, so zeigt sich eine genau entgegengesetzte Entwicklung wie im Hoden. Im Ovar wird eine einzige generative Zelle von einer grossen Zahl von Nährzellen umgeben. Im Hoden liegt eine enorme Zahl von generativen Zellen um eine einzige Nährzelle.

Das Spätstadium der Phase I besteht in einem Größenwachstum von Kern und Plasma. Zahlreiche Nukleolen finden sich in der Randzone des Kernes.

Einer kurzen Diskussion soll hier der Dotterkern unterworfen werden. Er ist ein zytoplasmatischer, regelmäßiger Bestandteil der Eizelle, der wohl als das aktivierende Moment für die Bildung der paraplasmatischen Elemente anzusehen ist. Beim Karpfen ist er deutlich nur während der Phase I sichtbar.

Eine Darstellung bis in Phase IV, wie sie von KRAFT und PETERS (1963) bei Tilapia schildern, ist hier nicht möglich. In der Folgezeit treten lediglich sogenannte Parastrukturen auf, d.h. Elemente des Plasmas, welche mit dem Dotterkern in einem zeitlichen und durch die Lage bedingten Zusammenhang stehen.

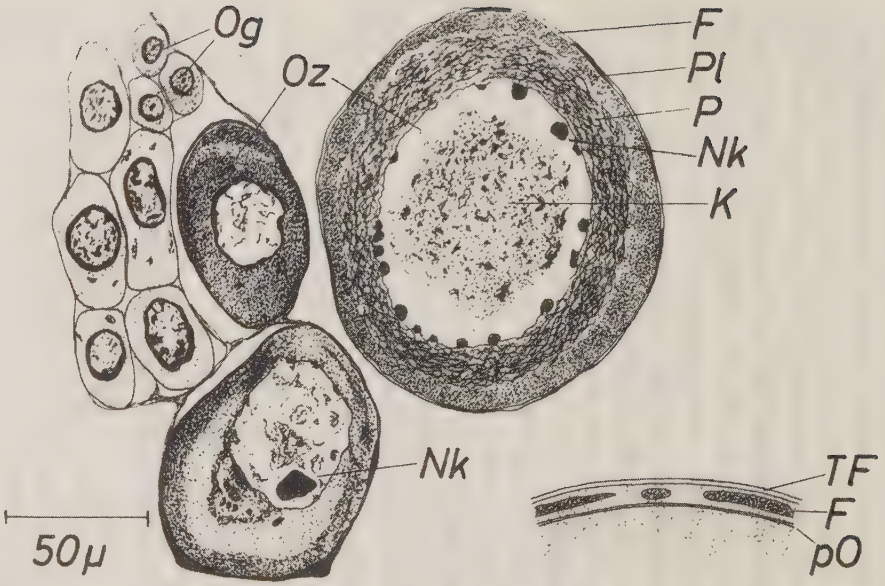

Abb. 17. Oozyten der Phase I, verschiedene Entwicklungsstadien. F Follikelepithel, K Kern, Nk Nukleolus, Og Oogonien, Oz Oozyten, P Parastrukturen, Pl Plasma, pO primäre Oozytenmembran, TF Theca folliculi.

Diese Strukturen wurden von mehreren Autoren unter verschiedenen Bezeichnungen beschrieben, KONOPACKA (1935) z.B. behandelt einen "anneau vitellin". Histochemisch lassen sich Fette, Golgielemente und Mitochondrien nachweisen.
GERBILSKI (1939) spricht von temporären ergastoplasmatischen Bildungen und erwähnt besonders eine fettig-lipoide Schicht, die für das Winterstadium der Oozyte charakteristisch ist. Die genaue Bedeutung des Dotterkernes und seiner Bildungen ist nicht bekannt. Auch seine Notwendigkeit für die Bildung des Dotters ist umstritten.
Sicher aber ist er eng mit den mannigfachen Stoffwechselerscheinungen zwischen Kern und Plasma im Zusammenhang mit dem Wachstum der Oozyte verbunden.
Überblickt man die Phase I der Oogenese, so umfaßt sie den Entwicklungsabschnitt von Oogonien zu den Oozyten 1. Ordnung. Im weiteren Verlauf wird das Follikelepithel angelegt, verbunden mit einem starken Kern- und Plasmawachstum, wobei charakteristische Strukturelemente auftreten.

2.) Phase II

Sie umfaßt beim Karpfen Oozyten 1. Ordnung mit einem Durchmesser von 160 bis 400 µ. Hauptcharakteristikum ist das Auftreten von Vakuolen. KONOPACKA beschrieb diese Bildungen 1935 als "gouttes claires". Da sie zuerst im peripheren Bereich der Oozyte auftreten, wurde von ARNDT 1956 der Begriff "Rindenvakuolen" geprägt und ging als solcher in die neuere Literatur ein.
Die ersten Vakuolen tauchen auf, wenn die Oozyte einen Durchmesser von 250 µ erreicht hat. Sie bilden in diesem Anfangsstadium einen nahezu geschlossenen Ring. Zwischen diesem Vakuolenring und der Oozytenmembran liegt noch [illegible]

deutlicher Streifen von Zytoplasma. Im Gegensatz zur Phase I läßt sich das Plasma mit Hämatoxylin jetzt nicht mehr so markant färben. Der Farbton ist heller, blauviolett, die Struktur undeutlich granuliert. Die Form des Zellkernes erfährt keine großen Veränderungen. Er wird zwar größer, besitzt aber immer noch die randständigen Nukleolen. Sie sind deutlich dunkel gefärbt.

Mit Zunahme der Rindenvakuolen sind auch nähere Angaben über ihren Feinbau möglich. Nach ARNDT (1960) bestehen sie beim Karpfen, aber auch bei anderen Cypriniden, aus einem System von ineinandergeschachtelten Vakuolen, die in hypotonischen Medien extrem verquellen. Histochemisch wurden in den äußeren und mittleren Vakuolen Eiweiße und speichelresistente Polysaccharide nachgewiesen.

Bei den eigenen Untersuchungen war zwar ein Körper homogener Struktur innerhalb vieler Vakuolen sichtbar, eine weitere Unterscheidung noch kleinerer Elemente war aber nicht möglich. Das mag allerdings an den unterschiedlichen histologischen Arbeitsmethoden liegen. Auch KONOPACKA (1935) geht auf die Strukturverhältnisse der Vakuolen bei Cyprinus ein. Das Maximum der Vakuolenbildung zeigen Oozyten mit einem Durchmesser von 400 bis 450 μ. Der größte Teil der Oozyte ist mit Vakuolen angefüllt, nur um den Kern bleibt eine Schicht fein granulierten Plasmas übrig (Abb. 18, K_2 Frühjahr). Zunächst wurde vermutet, daß die Rindenvakuolen an der Bildung der Kortikalschicht beteiligt sind. Heute neigt man zu der Auffassung, daß die Hauptaufgabe der Rindenvakuolen darin besteht, die Befruchtungsmembran abzuheben und den perivitellinen Raum zu bilden. Das schließt jedoch nicht aus, daß sie indirekt durch ein kompliziertes Stoffwechselgeschehen in den Prozeß der Kortikalschichtbildung eingreifen.

Die Bildung und Funktion der Kortikalschicht war lange Zeit unklar, das beweisen schon die verschieden, z.T.

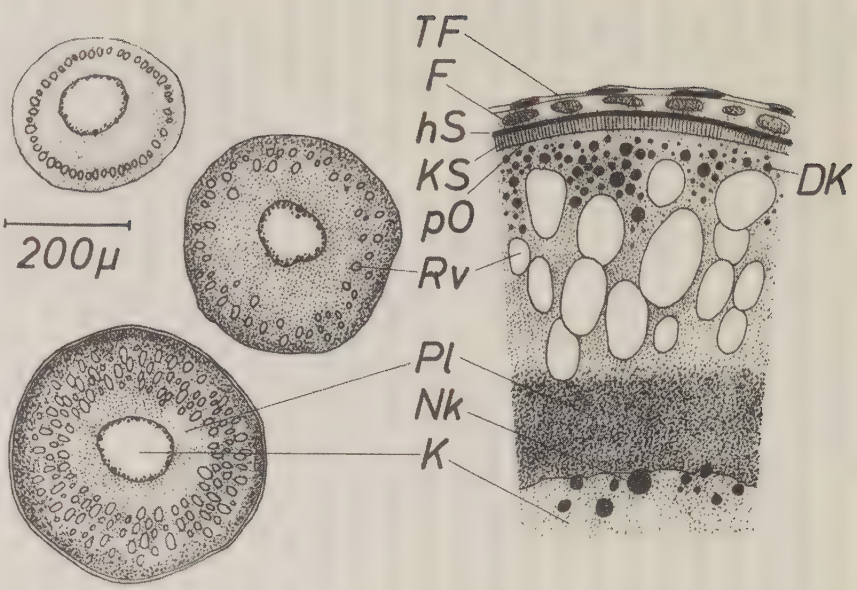

Abb. 18. Verschiedene Oozytenstadien der Phase II. Bildung der Rindenvakuolen. DK Dotterkörnchen, F Follikelepithel, hS homogene Schicht, K Kern, KS Kortikalschicht, Nk Nukleolen, Pl Plasma, pO primäre Oozytenmembran, Rv Rindenvakuolen, TF Theca folliculi.

unrichtigen Bezeichnungen: Vitellinmembran, Egg-capsule, Yolk-sac, Chorion, Zona pellucida, Egg-shell und Zona radiata.

Es erscheint deshalb gerechtfertigt, eine kurze Zusammenfassung der Ergebnisse dieses Fragenkomplexes zu geben. Bis 1962 hielten maßgebliche Autoren (SPEK, ARNDT, MEIEN, STERBA) die Herkunft der Kortikalschicht des Teleosteereies für oogen.

Durch die elektronenmikroskopischen Untersuchungen von STERBA und MÜLLER 1962 und 1963 wurde der Feinbau der Eihüllen weitgehend geklärt.

Die ersten Veränderungen an der Oozytenperipherie sind während der frühen Phase II zu beobachten. Die Oozyte bildet äußerst kleine eng beieinanderliegende Zöttchen aus, die als Mikrovilli bezeichnet werden. Außerhalb der Oozytenmembran lagert sich basal zwischen den Mikrovilli eine elektronenoptisch dichte, homogene Substanz an, die sich später zu einer Membran schließt. Sie ist auch beim Karpfen lichtmikroskopisch sichtbar. ARNDT beschreibt 1960 eine "hyaline Schicht", bei der es sich sicher um die gleiche Membran handelt. Unter dieser Membran beginnt die Bildung der Kortikalschicht. Der Aufbau zeigt bündelartig vereinigte, schlauchförmige Strukturelemente. Der Bildungsprozeß selbst ist noch nicht genau bekannt. Während die Trennung zwischen echter primärer Oozytenmembran und Kortikalschicht deutlich ist, scheinen homogene Schicht und Kortikalschicht ineinander überzugehen. Vermutlich stellt sie eine Bildungszone der Kortikalschicht dar. Später werden beide zusammen als Befruchtungsmembran abgehoben. Die Radiärstreifung kommt nun dadurch zustande, daß die Mikrovilli sehr regelmäßig nebeneinanderliegen. Ein Querschnitt zeigt sie als feine Kanälchen, welche die Kortikalschicht und die homogene Schicht durchziehen. Lichtmikroskopisch werden sie beim Karpfen jedoch erst in der Phase III sichtbar.

Diese Kanälchen - es sind die mittleren Teile der Mikrovilli - dienen ohne Zweifel dem Stoffaustausch zwischen Follikel und Eizelle. Die Ausläufer der Mikrovilli liegen im Zytoplasma der Follikelepithelzellen. In diesem Bereich erscheinen größere Bezirke elektronenoptisch äußerst partikelarm. Man darf annehmen, daß es sich hierbei um Orte intensiver Abbauvorgänge handelt, wo Nährstoffe für die Oozyte mobilisiert werden, da niedermolekulare Lösungsprodukte leichter transportiert werden können.
An das Follikelepithel grenzt nach außen eine Bindegewebslage, die Theca folliculi an. Die Verbindung zwischen Follikelepithel und Theca stellt eine Basalmembran her. Eine zweite Basalmembran grenzt die Bindegewebslage vom peripher liegenden Peritonealepithel ab. ARNDT erwähnt diese Polysaccharidmembranen 1960 bei Cypriniden.
Eine Zusammenfassung der Vorgänge während Phase II zeigt folgendes Ergebnis:
Mit zunehmendem Wachstum bilden sich Vakuolen, deren Zahl rasch zunimmt. Gegen Ende der Phase II nehmen sie einen Großteil der Oozyte ein.
Daneben wird durch einen komplizierten Prozeß die Kortikalschicht angelegt.
Der Follikel ist voll funktionsfähig und baut sich aus mehreren Schichten auf.

3.) Phase III

Sie steht im Zeichen der Dotterbildung. Im Zusammenhang damit erfährt die Oozyte eine starke Vergrößerung. Dieser tiefgreifende Prozeß beginnt bereits während der Phase II. Bei einem Durchmesser von 350μ werden die ersten Dotterkörnchen sichtbar. Sie liegen zunächst nur zwischen der Vakuolenzone und der Oozytenmembran im Plasma. Dieser periphere Bildungsmodus der Dottersubstanzen ist eine Eigenart der Karpfenoozyte.

ARNDT (1956) gibt an, daß z.B. bei der Plötze (Leuciscus rutilus) die ersten Dotterelemente im perinuklearen Grundplasma auftreten. Während sich nun beim Karpfen kontinuierlich Dotter bildet, nimmt die Zahl der Rindenvakuolen noch zu. Im weiteren Verlauf schieben sich die Dotterkörner auch zwischen die Vakuolen und breiten sich weiter aus. Schließlich erreichen sie den perinuklearen Bezirk, wo eine erneute starke Vermehrung der Dotterkörner erfolgt. Dieses Stadium ist erreicht bei einem mittleren Oozytendurchmesser von 500μ . Der Kern zeigt gegenüber Phase II außer einem Größenwachstum bis hierher keine wesentlichen Veränderungen. Das Kernplasma ist sehr fein granuliert und nur schwach gefärbt. Immer noch sind die Randnukleolen vorhanden, die sich manchmal in zwei konzentrischen Kreisen anordnen.
Auffallend sind jedoch die Veränderungen, denen der Kern in der Folgezeit unterworfen ist.
Zunächst treten nur vereinzelte Ausbuchtungen in der Kernmembran auf. Gegen Ende der Phase III werden sie zahlreicher und größer, so daß vom Kern aus zahlreiche zottenartige Bildungen in das umgebende Plasma ziehen. Sie verästeln sich teilweise sehr stark. Die Fortsätze werden immer dünner und verlieren sich schließlich als feine Fäden im Plasma der Eizelle. Häufig ist zu beobachten, daß in den Ausbuchtungen stark gefärbte Nukleolen liegen.
Das Kernplasma selbst bleibt fein granuliert und nur schwach gefärbt.
Die Bedeutung dieser zahlreichen Kernausläufer ist unklar. Wahrscheinlich stehen diese Kernzotten aber in irgend einem Zusammenhang mit der Dotterbildung, da sie gerade in diesem Moment auftreten.
Die Dotterbildung schreitet nun vor allem im perinuklearen Plasma stark fort. Trotz der Größenzunahme der gesamten Oozyte werden auch die Vakuolen vom Dotter verdrängt und

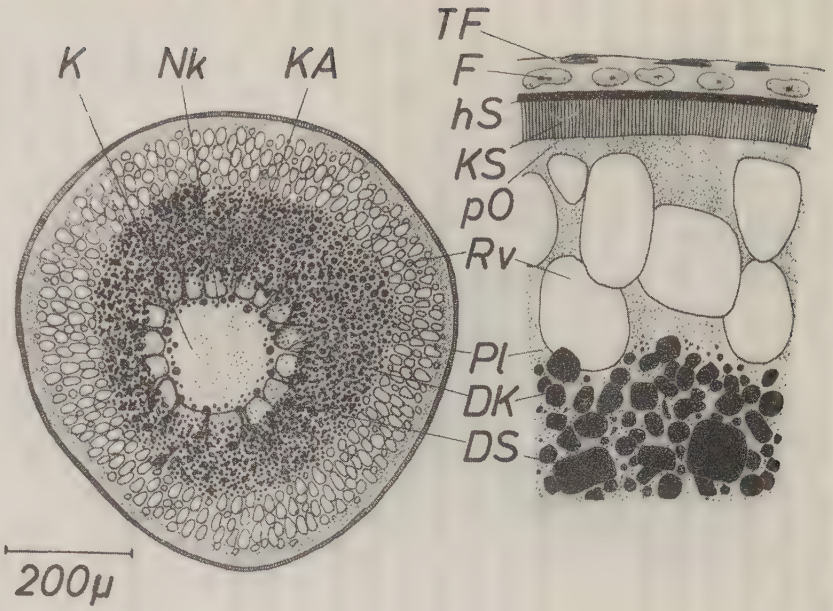

Abb. 19. Oozyte der Phase III. Der ganze perinukleare Raum ist bereits mit Dotter angefüllt. DK Dotterkörner, DS Dotterschollen, F Follikelepithel, hS homogene Schicht, K Kern, KA Kernplasmaausläufer, KS Kortikalschicht, Nk Nukleolen, Pl Plasma, pO primäre Oozytenmembran, Rv Rindenvakuolen, TF Theca folliculi.

sind gegen Ende der Phase II auf einen schmalen peripheren Raum beschränkt (Abb. 19, K_3 Frühjahr).
Waren anfangs nur kleine runde Dotterkörnchen vorhanden, so imponiert jetzt ihre Formenfülle. Neben kleinen runden Tröpfchen finden sich ovale und längliche, vieleckige Dotterschollen, welche schließlich, besonders im kernnahen Bereich, die Form eines unregelmäßigen Würfels oder Quaders annehmen können. Einzelne Schollen erreichen Kantenlängen von 25 x 60 μ. Bei der Färbung mit Eosin treten zwei verschiedene Farbtöne auf. Die Dottertröpfchen und kleinen Schollen sind karminrot gefärbt, die großen Dotterschollen orangerot.
Untersuchungen von KONOPACKA (1935) und ARNDT (1956) erbrachten Nachweise für den chemischen Aufbau der Dotterschollen. Danach sind erstens große Mengen von Lipoiden vorhanden. ARNDT nimmt an, daß die Dotterschollen als Lipoidkomponente vor allem Lecithin enthalten. Neutralfette haben nur einen geringen Anteil. Die zweite Stoffgruppe sind Eiweiße. Wahrscheinlich handelt es sich um Phosphoproteide. Dazu gehört das Ichthulin, das sich auch in den Eiern anderer Knochenfische findet.
Nach drei Angaben von SCHÄPERCLAUS (1961) wurden die Mittelwerte für die stoffliche Zusammensetzung des Karpfeneies errechnet:

Trockengewicht	31,5 %
Wasser	68,3 %
Asche	0,4 %
Stickstoff	4,1 %
Errechneter Eiweißgehalt	24,6 %
Fett	7,8 %

FAURE-FREMIET und GARRAULT kamen bereits 1922 zu ähnlichen Ergebnissen.

Während dieser Dotterbildungsprozesse entwickelt sich auch die Kortikalschicht weiter. Sie wird lichtmikroskopisch bei einem Oozytendurchmesser von 650 µ sichtbar, weil sich die Radiärkanälchen stark erweitert haben. Dieser eben angegebene Wert gilt natürlich nur für den Karpfen und wird bei anderen Fischarten etwas höher oder tiefer liegen.
Nach STERBA und MÜLLER (1963) ändert sich mit der Vergrösserung der Mikrovilli auch ihre Feinstruktur. Im Gegensatz zu den granulären Partikeln lassen sie während der späten Phase III außerdem Anschnitte des endoplasmatischen Retikulums erkennen.
Auch die Feinstruktur der homogenen Schicht hat sich verändert. Ihre der Kortikalschicht anliegenden Bereiche lassen im Radiärschnitt granuläre Partikel in dichter Packung erkennen. Aus dem Bereich dieser Partikel ziehen Stränge direkt zur Kortikalschicht. Unter Umständen werden die granulären Partikel zu strangartigen bzw. schlauchförmigen Strukturen umgebaut oder sie stellen nur Querschnittsbilder strangartiger Strukturen dar. Diese strangartigen Strukturen scheinen in die Bildung der Kortikalschicht einzugehen. Nach und nach setzt eine zunehmende Verdichtung der Kortikalschichtsubstanz ein. Möglicherweise spielen dabei Quellungsvorgänge eine Rolle.
Die Zellen des Follikelepithels sind ebenfalls vergrößert und senden ihrerseits Fortsätze in die Radiärkanälchen. Charakteristisch für das Follikelepithel dieser Phase ist ein reichhaltiges Ergastoplasma.
Gegen Ende der Phase III besitzt die Kortikalschicht eine Dicke von 7 bis 8 µ, bei einem Oozytendurchmesser von 850 bis 900 µ . Diese Verhältnisse beziehen sich wiederum nur auf die Oozyten von Cyprinus carpio.
Durch die Untersuchungen der letzten beiden Jahre sind zwar Lage und Struktur der einzelnen Eihüllen in nahezu allen Einzelheiten bekannt.

Ihre Entstehung ist aber sicher komplexer Natur. An der Bildung der Kortikalschicht sind wahrscheinlich die Randbezirke der Eizelle, die homogene Schicht und das Follikelepithel beteiligt. CHAUDRY erläuterte diese Zusammenhänge bereits 1956. Damals stand seine Arbeit in Widerspruch zu allen anderen. WICKLER kam 1957 zu ähnlichen Ergebnissen. Ein Resumé der Phase III zeigt, daß sie in erster Linie der Dotterbildung dient. Damit verbunden ist eine starke Größenzunahme der Oozyte (bis 900 μ). Die Rindenvakuolen werden auf eine schmale Randzone zurückgedrängt. Gleichzeitig wird die Kortikalschicht fertiggestellt.

4.) Phase IV

Diese letzte Phase erfaßt Oozyten von 900 μ bis zur Ovulation. Zunächst erfolgen keine großen Strukturveränderungen mehr.
Lediglich Wachstumsprozesse spielen eine Rolle. Vor allem die Dotterschollen werden noch vergrößert. Sie bilden die Hauptmasse des Eikörpers und erstrecken sich vom Kern bis nahe an die Oozytenmembran. Nur im äußersten Randbezirk der Eizelle liegen dichtgedrängt ein bis zwei Schichten von Rindenvakuolen (Abb. 20, K_4 Sommer).
Wegen ihres Dotterreichtums und der damit verbundenen bipolaren Differenzierung werden die Eier der Teleosteer als polylecithal bzw. telolecithal bezeichnet. Die Furchung ist folglich meroblastisch.
Auch in dieser Hinsicht bilden die Teleosteer eine Ausnahme, da die Eier im Verhältnis zur Dottermenge klein sind, jedoch in ungeheuren Mengen produziert werden. Auf das damit im Zusammenhang stehende, nur bei den Teleosteern innerhalb des Wirbeltierreiches vorkommende, geschlossene Ableitungssystem der Geschlechtsprodukte wurde schon im morphologischen Teil hingewiesen.

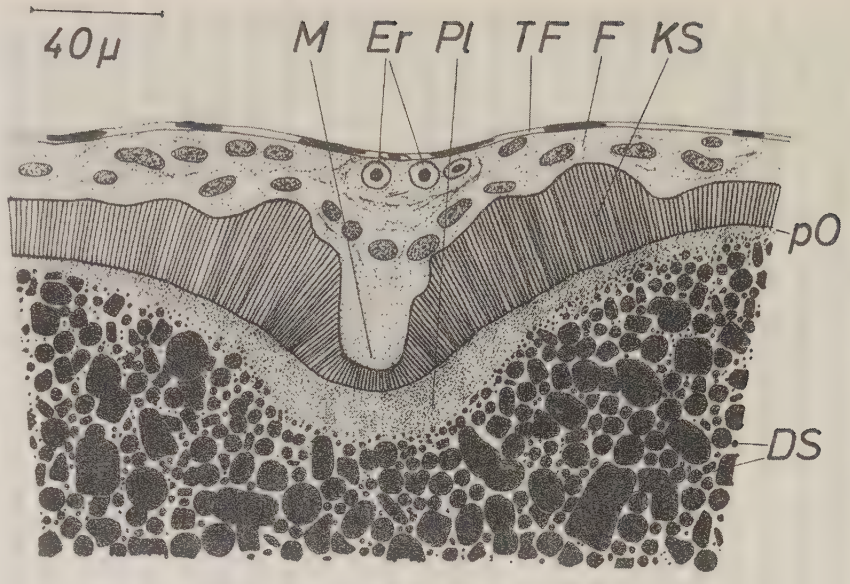

Abb. 20. Oozyte der Phase IV. Schnitt durch die Mikropyle. DS Dotterschollen, Er Erythrozyten, F Follikelepithel, KS Kortikalschicht, M Mikropyle, Pl Plasma, pO primäre Oozytenmembran, TF Theca folliculi.

Auch die Kortikalschicht ist noch stärker als in Phase III! Ihre Dicke beträgt jetzt 10 µ und mehr.
Hier wirft sich die Frage nach Sinn und Zweck dieser charakteristischen Hüllbildung des Teleosteereies auf. Sie ist ja im Grunde einer Kontaktaufnahme zwischen Oozyte und Follikelepithel hinderlich. Die Mikrovilli müssen außerordentlich lang sein, d.h. zu ihrer Ausbildung ist eine große Substanzmenge erforderlich.
Durch die Zwischenschaltung der Kortikalschicht sind eine ganze Reihe von sehr komplizierten Entwicklungsschritten notwendig, die sicher tief in die eigentlichen Stoffwechselabläufe der Eizelle eingreifen.
Soweit man die Ergebnisse heute überblicken kann, hat die Kortikalschicht vorwiegend Schutzfunktion. Solange sich die Eizelle nicht im mütterlichen Organismus entwickelt, bedarf sie einer Schutzhülle, um gegen alle möglichen Außeneinflüsse gesichert zu sein. Die Eier der Vögel erhalten deshalb harte Schalen, die der Reptilien eine widerstandsfähige, pergamentartige Hülle. Bei Amphibien und Fischen schließlich übernimmt eine dem Medium Wasser angepaßte Strukturbildung, eben die Kortikalschicht, diese Funktion. In großen Zügen betrachtet stimmt die Bildung der Eihüllen bei den Teleosteern überein. Gattungs- oder artspezifische Unterschiede bleiben durchaus im Rahmen des Grundschemas. Sie sind sicher als Anpassungen an eine besondere ökologische Situation zu werten.
Die Untersuchungen von SPEK (1933) und ARNDT (1956) haben gezeigt, daß die bipolare Differenzierung, welche den letzten Entwicklungsschritt der Oogenese einleitet, bei allen Teleosteern übereinstimmend verläuft.
Dabei erfolgt eine charakteristische Umgruppierung der Substanzen. Die Rindenvakuolen verschwinden mehr und mehr. In der Nähe des Kernes und unter der Kortikalschicht

reichert sich das Plasma etwas stärker an. Der Kern beginnt seine Wanderung an die Peripherie der Oozyte. Dies ist der Auftakt zur ersten Reifeteilung und zur bipolaren Differenzierung. Während der Kernwanderung verändert auch das Zytoplasma seine Lage. Wie der Kern, so wandern die Plasmabestandteile an den animalen Pol. Nach der Befruchtung werden sie zur Keimscheibe konzentriert. Der Kern löst sich allmählich auf. Die Dotterkugeln neigen zur Fusion und sammeln sich vorwiegend am vegetativen Pol. Abschließend erfolgen die meiotischen Teilungen.
Die Ovulation selbst vollzieht sich sehr rasch und erst kurz vor dem Ablaichen. Das Ei fällt in die Ovarialhöhle und gelangt über den Ovidukt ins Wasser, wo die Befruchtung stattfindet. Das Karpfenei hat in diesem Zustand einen mittleren Durchmesser von 1000μ gleich 1 mm.
Die Besamung wird durch das Vorhandensein einer Mikropyle wesentlich erleichtert. Nirgends in der neueren Literatur findet sich jedoch eine Beschreibung oder eine genaue Abbildung der Mikropyle des Karpfeneies.
Dies mag daran liegen, daß ein gezielter Querschnitt an den ungleichen Größenverhältnissen zwischen Eizelle und Mikropyle scheitert, und somit meist auf eine Beschreibung verzichtet wird.
Einem glücklichen Zufall ist es zu verdanken, daß im Rahmen dieser Arbeit eine genaue Darstellung der Verhältnisse möglich ist.
Die Abb. 20 zeigt, daß die sonst sehr regelmäßig angeordnete etwa 8 bis 9μ dicke Kortikalschicht eine Umbildung erfährt. Zu beiden Seiten der Mikropyle ist sie wulstartig bis zu 30μ verdickt und erscheint gestaucht. Im Bereich der Mikropyle selbst wird sie sehr dünn (4 bis 5μ). Dadurch entsteht in der Kortikalschicht die typisch trichterförmige Mulde, deren Durchmesser an ihrer weitesten Stelle ca. 50μ, an der engsten etwa 18 bis 20μ beträgt.

Auch das Follikelepithel zeigt Veränderungen. Im Bereich der Mikropyle liegen zahlreiche Kerne. Bindegewebsstrukturen ziehen kreuz und quer. Oberhalb der Mikropyle und in der Theca folliculi ist eine Blutkapillare angeschnitten, erkenntlich an den Blutzellen (Er).
Unterhalb der Kortikalschicht hat sich im Bereich der Mikropyle vermehrt Plasma angesammelt. Der Plasmahof zeigt ebenfalls eine leichte Eindellung. Rindenvakuolen sind in dieser Region nicht mehr vorhanden.
Daran schließt sich auf den Eimittelpunkt zu die Zone der Dotterschollen an.
Eine Zusammenfassung der Phase IV zeigt zunächst noch Wachstumsprozesse. Hauptcharakteristikum ist die bipolare Differenzierung. Das Plasma und der Kern wandern zum animalen Pol, der Dotter sammelt sich vorwiegend am vegetativen Pol. Abschließend erfolgen die Reifeteilungen.

V. Histologie der einzelnen Altersstufen

1.) Das Ovar des K_1

Der Zustand des Ovars in diesem Alter spiegelt getreu die morphologischen Verhältnisse wieder. Die Gonade nimmt ja noch eine vollkommen untergeordnete Stellung gegenüber den anderen Organen ein. So zeigt auch das histologische Bild nur frühe Entwicklungsstadien, nämlich Oogonien und Oozyten.
Dicht gedrängt liegen die Oogonien noch in Nestern zusammen, unregelmäßig in ihrer Gestalt und bei dieser Vergrösserung scheinbar ohne deutliche Grenzen. Erst die größeren Oozyten sind sofort am dunkel gefärbten Plasma und an den hellen blasenförmigen Kernen erkenntlich. Sie liegen auch deutlich voneinander abgegrenzt. Durch Bindegewebsstränge und das Keimepithel werden jeweils mehrere Oogonien und Oozyten in einzelne Bezirke, die als Eiballen bezeichnet werden, zerlegt. Ihre Gestalt ist an keine Regel gebunden, so daß diese Eiballen im Querschnitt verschiedene Formen annehmen, rundlich, oval oder langgestreckt.
Betrachtet man das Querschnittsbild als Ganzes, so macht es einen relativ einheitlichen Eindruck. Dies ist nur beim K_1 der Fall; später treten sehr große Unterschiede hinsichtlich Gestalt und Größe der einzelnen Oozyten auf (Abb. 21, K_1 Winter).
Sämtliche Oozyten, die Oogonien natürlich eingeschlossen, gehören der Phase I an. Selten wird ein Durchmesser von 100μ erreicht. Die Oozyten besitzen also kein ausgebildetes Follikelepithel; Rindenvakuolen fehlen. Weitere Einzelheiten des Zellaufbaues lassen sich bei diesem Übersichtsbild nicht erkennen, sie wurden deshalb ja im vorhergehenden Kapitel behandelt.

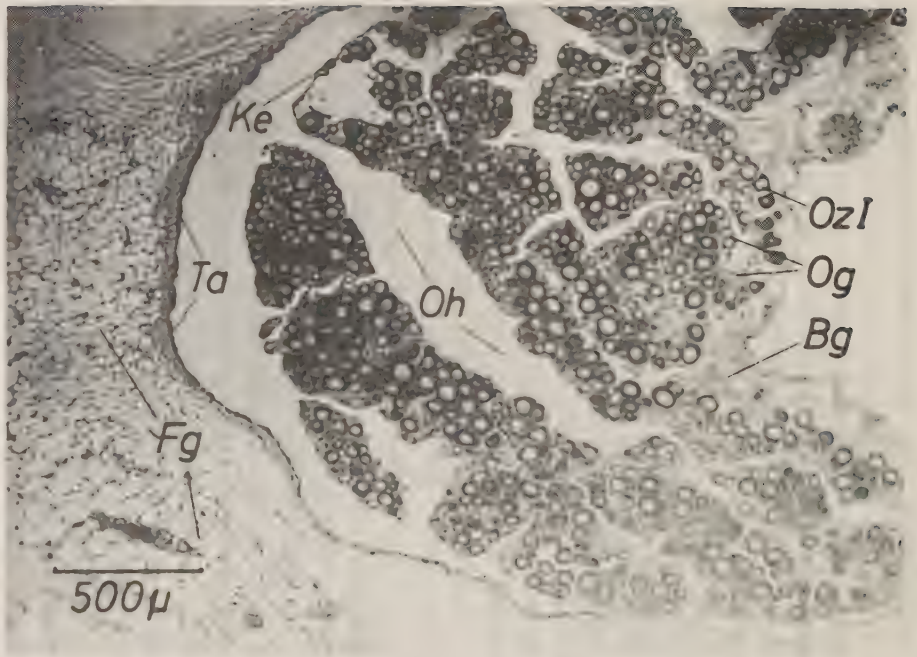

Abb. 21. Querschnitt durch das Ovar eines K.. Bg Bindegewebe, Fg Fettgewebe, Ke Keimepithel, Og Oogonien, Oh Ovarialhöhle, Oz I Oozyten der Phase I, Ta Tunica albuginea.

Sehr deutlich tritt beim K_1 noch die Ovarialhöhle hervor. Durch das starke Wachstum der Oozyten während ihrer Entwicklung wird schließlich der ganze Raum ausgefüllt und ist als solcher auf Schnittpräparaten älterer Ovarien oft nicht mehr sichtbar.
Das ganze Organ ist von einer bindegewebigen Hülle, der Tunica albuginea, umgeben. Sie besteht z.T. aus mehreren Zellschichten. Die einzelnen Zellen besitzen langgestreckte Kerne. Scharfe Zellgrenzen sind nicht vorhanden. Dieser undifferenzierte Bau ist ohne weiteres verständlich, denn im Zuge der starken Dehnung durch die wachsenden Eimassen muß diese Bindegewebsschicht stets Schritt halten.
Über der Tunica albuginea liegt das Peritonealepithel. Aus ihm leitet sich schon während der Embryonalentwicklung das Keimepithel des Ovars ab. Die Oozyten, die sich dann beim geschlechtsreifen Tier jährlich bilden, entwickeln sich also nicht aus Urgeschlechtszellen, sondern aus Derivaten des Peritonealepithels. GERBILSKI verwies bereits 1939 in seiner Arbeit auf diese Tatsache.
Als schützende Hülle umgibt noch Fettgewebe in mehr oder weniger gut ausgebildeten Polstern das Ovar des einsömmerigen Karpfens.
Durch die Fixierungsflüssigkeiten, die meistens Alkohol, Formol oder Xylol enthalten, wurde das Fett herausgelöst, so daß nur noch die Zellwände vorhanden sind.

2.) Das Ovar des K_2

Schon beim ersten Blick fallen die Unterschiede gegenüber dem Ovar des K_1 auf. Größe und Gestalt der einzelnen Zellen bewegen sich in weiten Grenzen, (Abb. 22, K_2 Frühjahr). Zunächst finden sich noch zahlreiche Oogoniennester. Da ihr Plasma kaum gefärbt ist und der Kern bei dieser Ver-

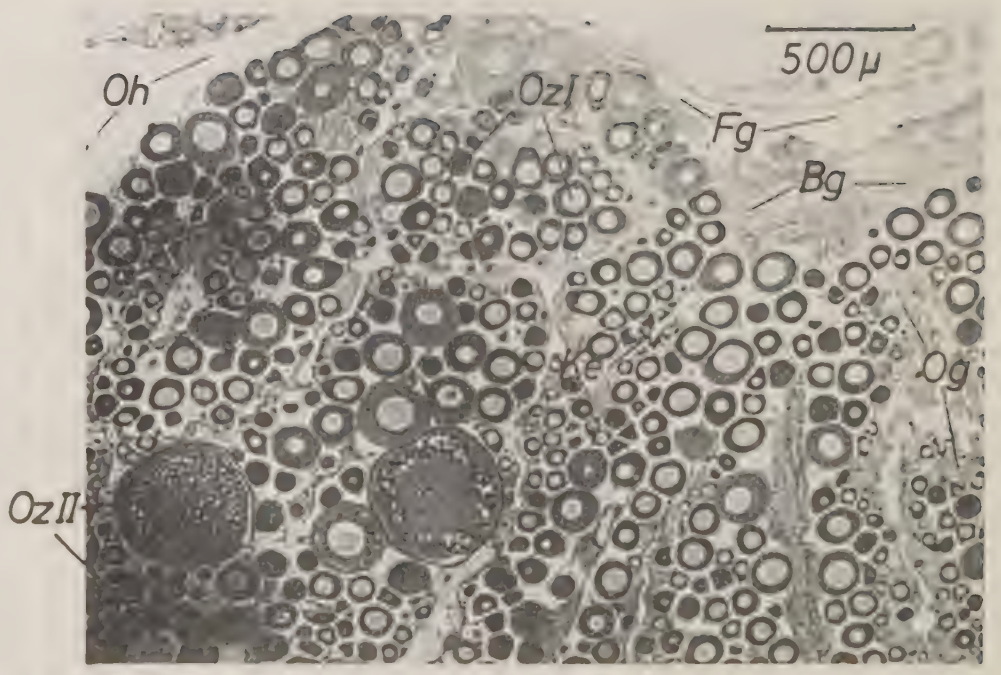

Abb. 22. Querschnitt durch das Ovar eines K$_2$. Bg Bindegewebe, Fg Fettgewebe, Ke Keimepithel, Og Oogonien, Oh Ovarialhöhle, Oz I-II Oozyten der Phasen I-II.

größerung nicht sehr deutlich hervortritt, erscheinen sie als hellere Zellkomplexe.
Oozyten der Phase I und zwar sowohl im Früh- als auch im Spätstadium treten in reicher Zahl auf. Ihr Durchmesser schwankt zwischen 50 und 150 µ. Sie sind deutlich voneinander abgesetzt und bei genauer Betrachtung sind vereinzelt die Randnukleolen sichtbar. Der Zellkern ist fein granuliert. Dotterkernstrukturen sind bei dieser Vergrößerung kaum wahrnehmbar.
Mit dem Abnehmen der Plasmafärbbarkeit kündigt sich die beginnende Phase II der Oozyten an. Ihr mittlerer Durchmesser beträgt ca. 200 µ und leitet über zu Oozyten, bei denen die ersten Rindenvakuolen gebildet werden. Bei einer Zelle in der linken unteren Partie der Abb. 22 ist der erste Ring nahezu vollständig. Die danebenliegenden Oozyten der Phase II zeichnen sich durch den Besitz zahlreicher Rindenvakuolen aus, die den gesamten peripheren Raum einnehmen. Das Follikelepithel mit der darunter liegenden unfertigen Kortikalschicht hebt sich als dunkler Ring ab.
Der Querschnitt durch das Ovar eines zweisömmerigen Fisches läßt also Oogonien, Oozyten der Phase I in allen Größenvariationen und einige Oozyten der Phase II erkennen.
Sie sind von Keimepithel und Bindegewebe wieder zu Eiballen zusammengefaßt. Das Lumen der Ovarialhöhle tritt nicht mehr so deutlich in Erscheinung. Es wird größtenteils von Eiballen ausgefüllt.
Am oberen Rand der Abbildung 22 macht sich ein dicker Bindegewebsstrang mit anschließendem Fettgewebe bemerkbar.

Die bisherigen Ausführungen lassen nicht erkennen, ob das Wachstum der Oozyten in einem kontinuierlichen Prozeß vor sich geht oder ob Wachstums- mit Ruheperioden abwechseln. Mit den saisonbedingten Veränderungen im Ovar von Cypriniden beschäftigten sich vor allem MEIEN und GERBILSKI 1939.

Schon längere Zeit nahm man an, daß die Temperatur des Wassers einen entscheidenden Einfluß auf die Entwicklung der Eier ausübt. GERBILSKI unterzog diese Hypothese einer eingehenden experimentellen Prüfung. Er hielt Karpfen bei verschiedensten Temperaturen, die er auch periodisch veränderte. Die Umwandlungen, die dabei im Ovar auftraten, waren den jahreszeitlichen Veränderungen sehr ähnlich. Besonders im Winter erzielte er markante Ergebnisse.
Als erstes war damit der Beweis erbracht, daß Wachstumsperioden mit Ruheperioden abwechseln.
Weiterhin konnte GERBILSKI nachweisen, daß eine bedeutende Größenzunahme der Oozyten aller Phasen nur im Winter erfolgt. Während der Ruheperiode treten ergastoplasmatische Bildungen in Erscheinung, die auf rege Stoffwechseltätigkeit der Oozyten hinweisen. Die Dotterbildung erfolgt z.B. in den Herbst- und Wintermonaten.
Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit decken sich mit denen von GERBILSKI in fast allen Punkten.
Der Wechsel einzelner Wachstumsperioden erscheint durchaus sinnvoll. In den Sommermonaten, wo überreichlich Nahrung vorhanden ist, wird das Wachstum der somatischen Zellen stark vorangetrieben, während sich die Fortpflanzungszellen im Ruhestadium befinden. Umgekehrt wird im Winter das Körperwachstum eingestellt und die generativen Zellen weiter entwickelt. Die Jahresringe der Schuppen spiegeln diese Vorgänge ebenfalls wieder.
Ob jedoch durch die Verlangsamung der Stoffwechselvorgänge im Winter eine Qualitätssteigerung der Endprodukte, z.B. des Dotters erzielt wird - so formulierte es GERBILSKI - ist fraglich. Mit teleologischen Betrachtungen sollte man sehr vorsichtig sein, da die auslösenden Faktoren weitgehend unbekannt sind. Eine beweisbare Tatsache birgt noch lange nicht den Schlüssel des "Warum" in sich.

Ganz sicher spielt die Temperatur eine große Rolle. Sie ist aber nur der Primärreiz, denn enzymatische und hormonale Vorgänge sind meistens temperaturabhängig. Sehr reizvoll erscheint es, diese Fragen und Probleme von der Wurzel her zu analysieren, um dann eine wirkliche Synthese zu geben. Solche Untersuchungen setzen allerdings fundierte Kenntnisse der Physiologie voraus und führen außerdem in das Neuland Biochemie.

3.) Das Ovar des K_3

Ein Querschnitt durch das Ovar des dreisömmerigen Karpfens zeigt Oozyten in drei verschiedenen Phasen, deren Durchmesser zwischen 50 und 800μ schwankt (Abb. 23, K_3 Herbst). Keine Altersklasse, außer dem K_3 zeigt diese krassen Unterschiede. Die Oogoniennester treten in den Hintergrund. Sehr zahlreich sind immer noch Oozyten der Phase I. Sie liegen meist am Rande der Eiballen, in der Nähe des Keimepithels, da einzelne Oozyten fast das ganze Lumen ausfüllen. Sie gehören der Phase III an und befinden sich im Stadium der Dotterbildung. Die Abb. 23 zeigt mehrere solcher Oozyten in verschiedenen Größen. Hier auf dem histologischen Schnitt wird das Wachstum des Gesamtorgans deutlich. Durch die Dotterbildung tritt ja im Vergleich zu den Oozyten des K_1 und K_2 eine sehr starke Vergrößerung auf. Das bringt eine ganze Reihe von tiefgreifenden intraovarialen Veränderungen mit sich. Bindegewebe muß an- oder umgebaut werden, weil das gesamte Blutgefäßsystem um ein Vielfaches erweitert wird. Die beiden Hauptgefäße setzen am cranialen Abschnitt des Ovars an und erstrecken sich entlang der medianen Seite des Ovars. Im morphologischen Teil wurden diese Verhältnisse geschildert. Die Blutgefäße sind beim K_2 und K_3 am besten zu sehen. Nach dorsal und ventral erfolgt eine starke Aufspaltung.

Abb. 23. Querschnitt durch das Ovar eines K_3. Bg Bindegewebe, Ke Keimepithel, Oh Ovarialhöhle, Oz I-III Oozyten der Phasen I-III.

Schließlich reichen Kapillaren bis in die Theca folliculi und das Follikelepithel. Die Abb. 20 zeigt einen Querschnitt durch eine solche Kapillare. Dadurch wird der Transport von großen Stoffmengen möglich, aus denen sich dann innerhalb der Oozyte in relativ kurzer Zeit das Dottermaterial bildet.
Auch die das Ovar umhüllende Theca albuginea ist starken Belastungen ausgesetzt und muß laufend gedehnt und erweitert werden.
Bei genauer Betrachtung der größten Oozyte in Abb. 23 ist auch die Kortikalschicht und das Follikelepithel sichtbar. Die Rindenvakuolen sind bereits auf den peripheren Raum zurückgedrängt.
Neben den Oozyten der Phase I und III finden sich zahlreiche Stadien der Phase II vom beginnenden Vakuolenring, bis zur maximalen Vakuolenausdehnung.

4.) Das Ovar des K_4

Die Gonade befindet sich im Zustand der Reife. Das Bild ist wieder einheitlicher geworden und zeigt vorwiegend reife Eier. Strenggenommen handelt es sich jedoch immer noch um Oozyten 1. Ordnung während Phase IV, da weder Richtungskörper abgeschnürt sind, noch die Ovulation erfolgt ist. Diese letzten Teilungen erfolgen alle erst kurz vor dem Ablaichen in sehr rascher Folge.
Oozyten der Phasen II und III finden sich nur vereinzelt. Meist trifft man sie während der Sommermonate an. Jetzt im Frühjahr gehört der Platz nur den Oozyten der Phase IV. Die einzelnen Eiballen setzen sich nicht mehr aus vielen Oozyten und Oogonien zusammen, sondern enthalten nur wenige stark mit Dotter angefüllte Oozyten (Abb. 24).

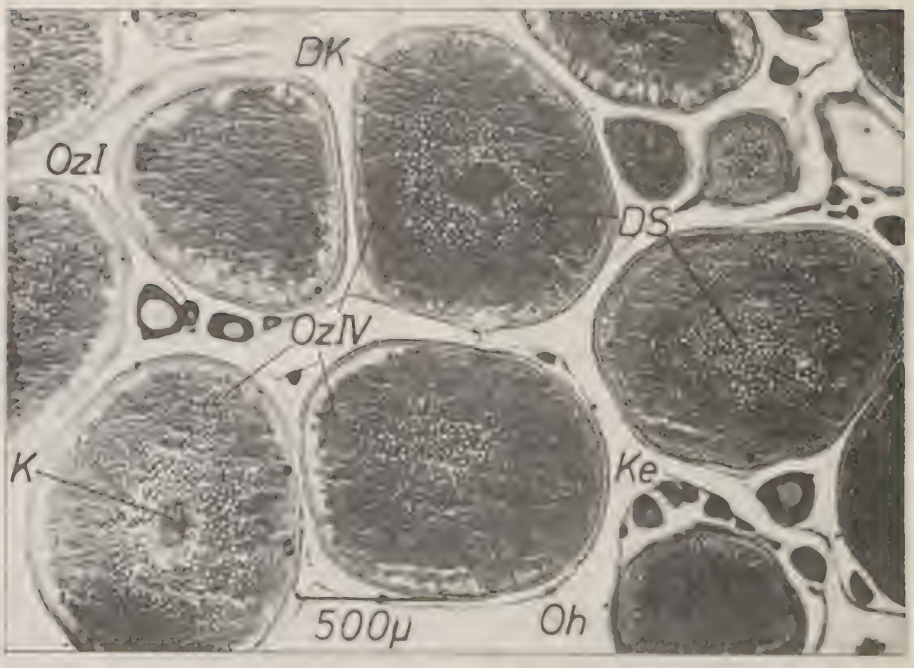

Abb. 24. Ovar eines K, im Zustand der Reife. DK Dotterkörner, DS Dotterschollen, Ke Keimepithel, K Kern, Oh Ovarialhöhle, Oz I Oözyten der Phase I, Oz IV Oözyten der Phase IV.

Daneben finden sich, wiederum in die Nähe des Keimepithels verdrängt einzelne Oozyten der Phase I. Sie sind praktisch immer vorhanden (Abb. 24).
Die reifen Oozyten besitzen einen mittleren Durchmesser von 1000μ gleich 1mm. Deutlich sind die Dotterkörner sichtbar, die sich bis in die Randzone der Oozyten erstrekken und die Rindenvakuolen auf eine schmale Schicht zurückdrängen. Im perinuklearen Bereich machen sich die großen Dotterschollen bemerkbar. Leider hat das Schwarz-Weiß-Bild nicht die Aussagekraft wie das farbige, wo die einzelnen Komponenten schon allein durch die Farbunterschiede deutlich werden. Aber man kann auch hier erkennen, daß die Dotterschollen heller als die Dotterkörner sind; mit Eosin färben sie sich ja orangerot.
Der Kern liegt noch zentral und erscheint homogen.
Nachdem der Feinbau der Eihüllen bekannt ist, sind ohne weiteres auch hier Kortikalschicht und Follikelepithel wahrnehmbar. Die Kortikalschicht erscheint als eine von zwei dunklen Membranen eingeschlossene hellere Schicht. Darüber liegt das Follikelepithel mit der bindegewebigen Theca. Die Mikropyle ist fertig ausgebildet und schafft in der Kortikalschicht eine präformierte Stelle für den Eintritt eines Spermiums.
Alle Erscheinungen, die mit dem Zustand der Reife zusammenhängen, wurden in den beiden vorhergehenden Teilen der Arbeit näher behandelt, so daß hier auf eine Wiederholung verzichtet werden kann.

5.) Das abgelaichte Ovar

Im ersten Moment ist das Bild vielleicht mit einem Querschnitt durch das Ovar des K_3 zu verwechseln. Bei näherer Betrachtung fällt jedoch die große Zahl von Oozyten der

Abb. 25. Abgelaichtes Ovar. Bg Bindegewebe, Ke Keimepithel, lFo leerer Follikel, Og Oogonien, Oh Ovarialhöhle, Oz I-IV Oozyten der Phasen I-IV.

Phase I auf. Sie liegen dichtgedrängt beieinander. Das Keimepithel befindet sich in reger Tätigkeit. Oogonien- und Oozytennester wechseln miteinander ab. Die reiferen Oozyten der Phase I liegen mehr auf die Mitte zu. Jetzt treten auch die Oozyten der Phase III mit ihren mehr oder weniger zahlreichen Rindenvakuolen wieder auf. Die beiden Oozytentypen der Phase I und II beherrschen das Bild. Oozyten der Phasen III und IV sind seltener.
Alle Erscheinungen spiegeln die rege Tätigkeit des Ovars zu diesem Zeitpunkt der Neubildung wieder. Daneben werden die anderen, durch den Laichvorgang stark beanspruchten Gewebe regeneriert.
Hauptcharakteristikum des abgelaichten Ovars sind die leeren bzw. in Resorption begriffenen Follikel (Abb. 25). Es soll hier noch einmal darauf hingewiesen werden, daß es sich nicht um ein total abgelaichtes Ovar handelt, weil dann mehr leere Follikel zu erwarten sind.
Daneben degenerieren jedoch auch die am weitesten entwikkelten Oozyten der Phase IV, die nicht abgelaicht wurden. Auf diese Rückbildungs und Degenerationserscheinungen soll abschließend noch eingegangen werden.
Der Abbau des leeren Follikels (Follikelatrophie) scheint für den Organismus keine großen Schwierigkeiten darzustellen. Nach der Ovulation ist das Follikelepithel noch als Hülle erkenntlich. Bald jedoch verändern sich die Zellen. Schließlich ist nur noch ein unregelmäßiger Haufen von Follikelzellen sichtbar. Die Zellen werden dann eingeschmolzen bzw. resorbiert.
Ganz anders liegen die Dinge, wenn der Follikel noch das Ei bzw. die Oozyten beinhaltet. Alle Erscheinungen, die sich im Zusammenhang mit dem Abbau dieses Gesamtkomplexes ergeben, bezeichnet man als Follikelatresie. Sie kann durchaus normal sein, solange sie in Grenzen bleibt. Zunächst treten bei den Eihüllen Veränderungen auf. Theca und Follikelepithel sind nicht mehr deutlich voneinander zu trennen.

Die Kerne des Follikelepithels verschwinden nach und nach. Auch die Kortikalschicht besitzt ihre charakteristische Radiärstreifung nicht mehr und ist teilweise zu einer homogenen Masse degeneriert, die nur noch an der Farbe im Präparat zu erkennen ist.
Währenddessen wird auch das Dottermaterial abgebaut. Vor allem die Dotterschollen erfahren eine Umbildung. Sie sind nicht mehr in ihrer ursprünglichen z.T. kubischen Form vorhanden, sondern nehmen zunächst vieleckige, dann rundliche Formen an, bis nur noch Dotterkugeln vorhanden sind. Innerhalb der Eihüllenreste treten zwischen den Dottermassen große Hohlräume auf. Schließlich wird der Follikel resorbiert. Bei diesen Abbauprozessen sind sicher mannigfache Stoffwechselschritte erforderlich, die den Gesamtorganismus stark beeinflussen. Dabei treten wahrscheinlich auch Hormone auf, die neben den gonadotropen Hormonen der Hypophyse intraovariale Vorgänge regeln. Ihr chemischer Aufbau und ihre genaue physiologische Bedeutung sind weitgehend unbekannt. Sicher ist der atretische Follikel aber nicht dem Corpus luteum des Säugerovars gleichzusetzen, wie es z.B. BÜHLER (1902) versucht hat. Das Gelbkörperhormon (Progesteron) hat die Aufgabe die Uterusschleimhaut für die Aufnahme der Eizelle vorzubereiten und die Schwangerschaft als solche aufrechtzuerhalten.
Die Teleosteer sind aber in der Regel nicht lebendgebärend, sondern geben ihre Geschlechtsprodukte ins Wasser ab. Ein Uterus kommt deshalb nie vor, zumal die Anatomie der Ableitungswege bei den Teleosteern sowieso eine Sonderstellung innerhalb der Wirbeltiere einnimmt. Die Produktion eines Gelbkörperhormones ist somit sinnlos.
Die lebendgebärenden Fischarten, z.B. Cyprinodontiden, besitzen ebenfalls keinen Uterus, sondern die Entwicklung der Eizelle erfolgt in einer Erweiterung des Oviduktes. Hier allerdings besteht die Möglichkeit, daß ein dem Progesteron ähnliches Hormon die Vorgänge regelt.

BRETSCHNEIDER und DUYVENE DE WIT (1947) beschäftigen sich in einer eigenen Arbeit mit diesen Problemen.
Auch BERTIN (1958) ist der Ansicht, daß die Sekretion, die vom Follikel stammt, nur mit dem Follikulin der Säugetiere verglichen werden kann, da sie einige speziell weiblichen Geschlechtsmerkmale, z.B. die Ausbildung der Legeröhre beim Bitterling bedingt.

6.) Pathologische Follikelatresie

Neben der normalen Follikelatresie gibt es aber auch krankhafte Veränderungen, die das gesamte Ovar schwer schädigen. Im morphologischen Teil der Arbeit wurden die möglichen Entstehungsursachen der Verhärtungen im Ovar diskutiert (Seite 37 bis 39) und eine pathologische Reihe aufgestellt.
Die Abb. 26 zeigt die Histologie dieser Reihe und zwar zunächst schematisch (I-VIII) und dann im Photo (a-h).
26 I und 26 a stellen die normalen Verhältnisse dar.
Alle übrigen Stadien 26 II-VIII und 26 b-h sind Einzelphasen der fortschreitenden Eidegeneration.
Zunächst wird der Verlauf der Eihüllen ungleichmäßig und das Dottermaterial erfährt Veränderungen (26 II und b).
Im nächsten Stadium sind die Verhältnisse z.T. schon stark verändert. Dotterschollen finden sich nur noch vereinzelt, der ganze Zellinhalt wird weitgehend aufgelöst (26 III und 26 c). Das Bindegewebe vermehrt sich sehr stark und umwuchert die einzelnen Follikel, z.T. durchsetzt es diese sogar (26 IV-VI und 26 d-f).
Sicher finden dabei zahlreiche und komplizierte Abbauprozesse statt.
26 VII-VIII und g-h zeigen vollkommen degeneriertes Eimaterial aus einer Ovarialzyste. Das Bindegewebe hat den Follikel vollkommen durchsetzt. Als letzter Rest sind die Eihüllen sichtbar.

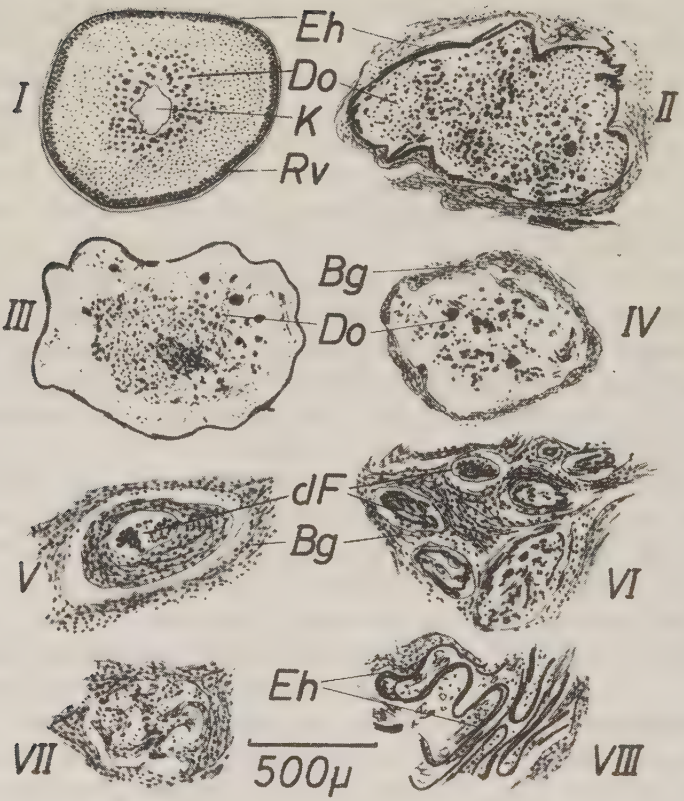

Abb. 26 I-VIII. Schematische Darstellung der Eidegeneration. Erläuterungen im Text.
Bg Bindegewebe, dF degenerierte Follikel, Do Dotter, Eh Eihüllen, K Kern, Rv Rindenvakuolen.

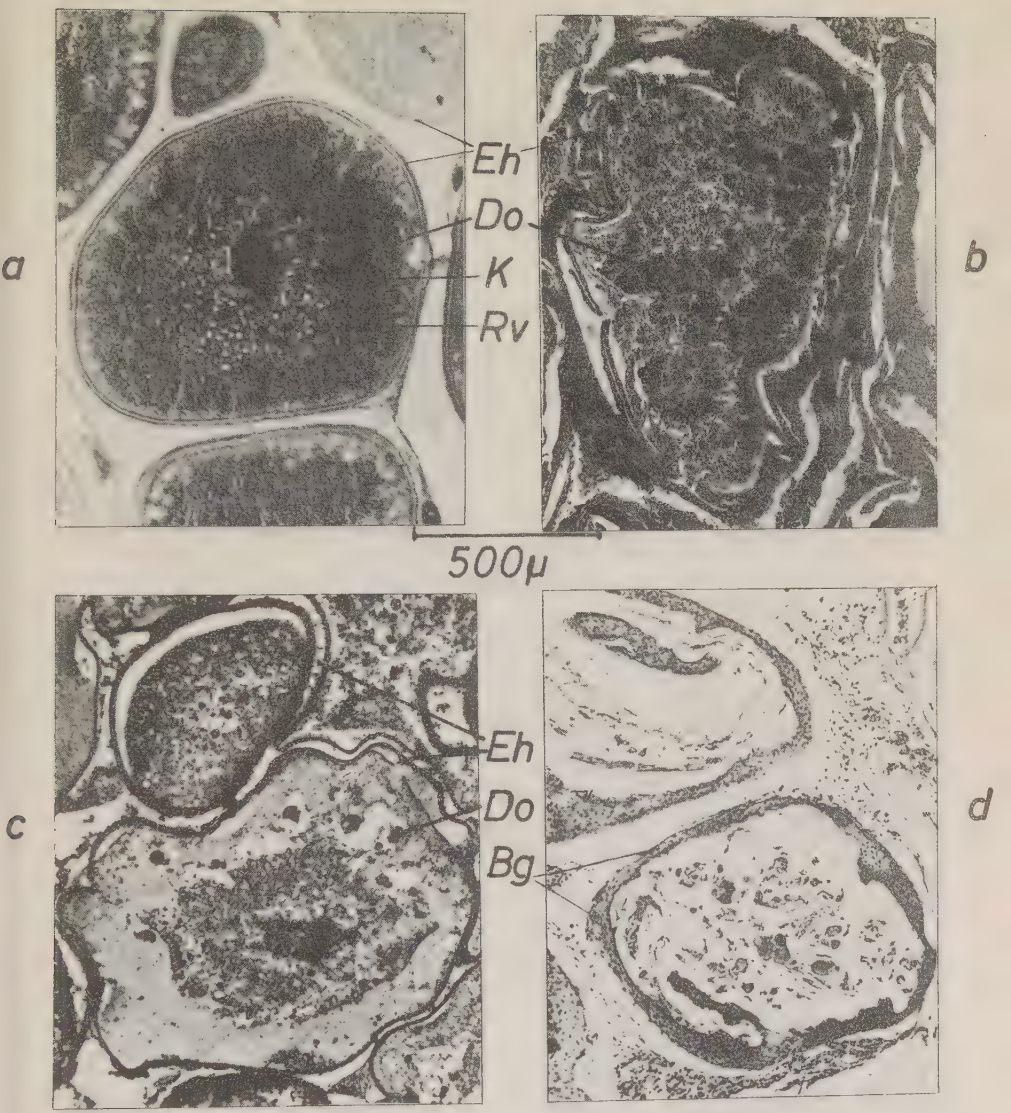

Abb. 26 a-d. Einzelne Phasen der Eidegeneration. Bild a normal entwickeltes Ei.
Bg Bindegewebe, Do Dotter, Eh Eihüllen, K Kern, Rv Rindenvakuolen.

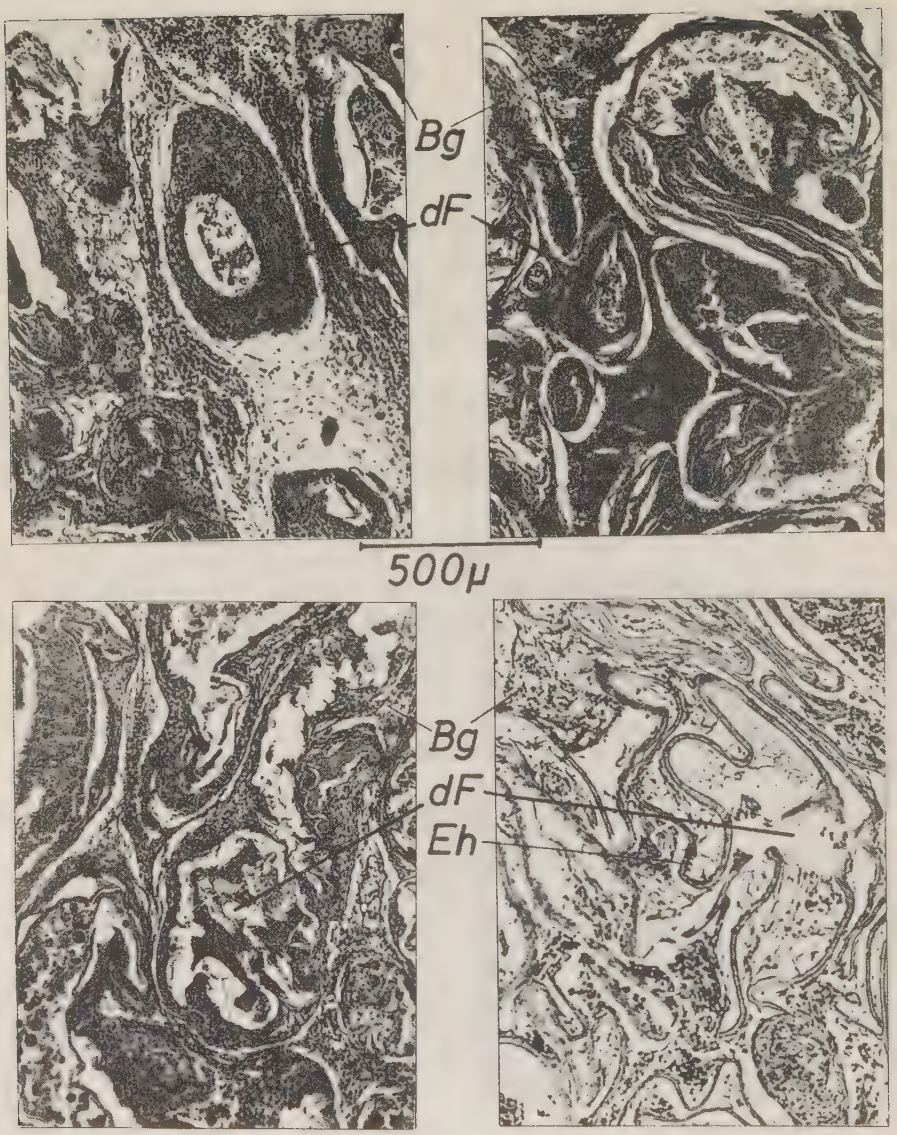

Abb. 26 e-h. Einzelne Phasen der Eidegeneration. g und h degeneriertes Eimaterial aus einer Ovarialzyste. Bg Bindegewebe, dF degenerierte Follikel, Eh Eihüllen.

VI. Rückblick

Überblicken wir die Oogenese des Karpfens in ihrem Gesamtablauf, so lassen sich einige Gesetzmäßigkeiten aufzeigen:

1.) Die Oozyten des Karpfens entwickeln sich nicht nur aus Urgeschlechtszellen der Embryonalanlage, sondern auch aus Derivaten des Peritonealepithels, welche in die Gonaden des Embryos einwandern.
2.) Jede Periode im Lebenszyklus des Fisches ist durch die Anwesenheit von bestimmten Oozytenstadien charakterisiert.
3.) Der Wachstumsprozeß von den Oogonien bis zum reifen Ei dauert 3 bis 4 Jahre und zwar bei jungen und erwachsenen Fischen. Er ist jedoch temperaturabhängig und dauert in warmen Ländern nur 2 bis 3 Jahre.
4.) Am längsten dauert die Entwicklung von den Oogonien bis zum Ende der Phase I, nämlich 2 Jahre.
5.) Die Hauptwachstumsperiode aller Oozytenphasen liegt im Winter und ist durch spezielle ergastoplasmatische Veränderungen gekennzeichnet.
6.) Die Hauptmasse des Dottermaterials wird im 3. Winter gebildet.
7.) Von den Oozyten, die nach dem Ablaichen im Ovar zurückbleiben, werden nur diejenigen der Phase IV resorbiert. Alle anderen Oozyten sind für die nächsten Laichperioden bestimmt.

D. HISTOLOGISCHE UNTERSUCHUNG EINES KARPFENZWITTERS

I. Zwittertum bei Fischen allgemein

Die Fische zeigen unter den Wirbeltieren in der Ausbildung und Funktion ihrer Geschlechtsorgane wohl die verschiedenartigsten Formen. Es gibt praktisch keine Möglichkeit der Gonadenentwicklung, die nicht im Laufe der Evolution verwirklicht wurde. Wir finden bei den einzelnen Vertretern einen fließenden Übergang aller nur möglichen Entwicklungsstadien, sei es nur während einer bestimmten Zeit oder während des gesamten Lebensablaufes.
Eine ganze Reihe von Fischfamilien zeigt Gonochorismus, ist also getrenntgeschlechtlich.
Bei anderen wiederum, so z.B. bei den Teleosteerfamilien der Salmonidae, Cyprinidae, Cyprinodontidae, Anguillidae, Symbranchidae u.a. kann man Erscheinungen beobachten, die unter dem Begriff "Intersexualität" zusammengefaßt werden. Bekannt ist vor allem die "transitorische Intersexualität" bei Aal und Forelle und die Geschlechtsumwandlung bei Lebistes und Xiphophorus.
Die Serranidae stellen Vertreter, die durch echten Hermaphroditismus ausgezeichnet sind, d.h. Eier und Spermien sind gleichzeitig reif und machen somit eine Selbstbefruchtung möglich, die nach Berichten von NIKOLSKI (1957) z.B. bei Serranus scriba im Schwarzen Meer stattfindet!
Sicher einmalig im Wirbeltierreich sind die eingeschlechtlichen Fischpopulationen. Sie kommen beim Giebel (Carassius gibelio) (LIEDER 1955) und in der Gattung Mollienesia vor (KINNE, 1961). Die Weibchen benutzen beim Laichen die Milch artverwandter Männchen als Stimulanz zur Eientwicklung (Merospermie). Aus den besamten aber nicht befruchteten Eiern entwickeln sich stets nur Weibchen. Auf Grund inrer Fortpflanzungsbiologie bezeichnet man sie deshalb als

gynogenetische Fische mit Fertilitätsparasitismus. Neben diesen Geschlechtsverhältnissen, die regelmäßig bei bestimmten Arten auftreten, finden sich aber vereinzelt immer wieder Intersexualitätserscheinungen willkürlich und regellos bei den verschiedensten Fischen. Häufiger wurden zwittrige Gonaden beobachtet bei Clupea harengus, Esox lucius, Scomber scombrus, Perca fluviatilis, Gadus merlangus, Gadus morrhua, Lota lota u.a.

II. Zwittertum beim Karpfen

Sehr selten sind zwittrige Gonaden beim Karpfen. In der Literatur finden sich deshalb nur spärliche Berichte, die sich meist in einer kurzen Beschreibung des Falles erschöpfen. Eine genaue Untersuchung und ein Vergleich der einzelnen Gonadenteile untereinander liegt bis jetzt nicht vor.
STEPHAN (1902) zitiert in einem Artikel über Hermaphroditismus folgende Autoren, leider ohne Angabe der Jahreszahl oder der Originalwerke, in denen die betreffenden Aufsätze zu finden sind: SCHWALBE, BLOCH, YARREL (1845), ECKER (1866). 1947 wurde von CUERRIER ein Karpfen mit Zwittergonade beschrieben. In fast allen genannten Fällen waren in die Ovarialstränge verschieden große Hodenpartikel eingelagert. NECRASOV und GHEORGHIU (1965) behandeln einen Zwitterfall beim Karpfen, wo sich im Hoden verstreut einzelne gut entwickelte Eier finden.
Im vorliegenden Fall, der nun näher beschrieben werden soll, liegen die Verhältnisse etwas anders.
Der Fisch (K_5) wurde im Frühjahr 1963 beim Aussortieren von Laichkarpfen entdeckt. Die Länge betrug total 51 cm, die Höhe 18,5 cm, das Gewicht 3095 g.
Der Fisch war nicht übermäßig dick und erschien als unreifer Rogner, da kein Laichausschlag vorhanden war und keine Milch abgepresst werden konnte.

Abb. 27. Geöffnete Leibeshöhle des Karpfenzwitters. LDT Leber-Darm-Trakt, 1O linkes Ovar, M Milch, rO rechtes Ovar.

Nach Eröffnung der Leibeshöhle wurden die Geschlechtsorgane in situ photographiert (Abb. 27). Das Ovar war normal paarig ausgebildet. Cranialwärts lag jedoch in der Mitte zwischen den beiden Strängen, dem Darm-Leber-Komplex aufgelagert ein deutlicher, abgegrenzter Teil von Milch. Die Länge betrug ca. 6 cm, Breite ca. 3 cm, Gewicht 20 g. Er zeigt bereits typische Einfaltungen, wie sie auch KÖPPL (1955) beschreibt.
Das Gewicht des Rogens betrug rechts 60 g, links 70 g. Vergleicht man beide Gonaden hinsichtlich der Größe, so überwiegt bei weitem der weibliche Teil, der Rogen. Allerdings macht sich doch deutlich eine Hemmung in der Reife durch die Anwesenheit des Hodens bemerkbar, denn ein fünfsömmeriger Rogner zeigt sonst so kurz vor dem Ablaichen eine weitaus stärkere Ausbildung des Ovars. Mit einem Ovargewicht von 130 g, das sind 4,2 % des Körpergewichtes liegt der Fisch weit unter der Norm. Das durchschnittliche Rogengewicht des K_5 beträgt 272,6 g oder 12,4 %. Der Milchanteil macht 0,65 % des Körpergewichtes aus.
Der histologische Schnitt (Abb. 28) zeigt die Verhältnisse noch deutlicher. Kurz vor dem Ablaichen ist sonst das Bild viel einheitlicher, und es treten vorwiegend Oozyten der Phase I oder der Phase IV auf. Hier jedoch sind zahlreiche Oozyten der Phase II vorhanden, die alle Übergänge vom Beginn bis zur vollen Ausbildung der Rindenvakuolen zeigen. Daneben finden sich zahlreiche Oozyten der Phase III, eben in Dotterbildung begriffen. Insgesamt betrachtet ist das Ovar in seiner Entwicklung zurück und dem eines dreisömmerigen Karpfens vergleichbar.
Ein Querschnitt durch den Hoden zeigt, daß die Kanälchenlumina mit Spermatiden angefüllt sind. Sie besitzen eine rundliche Gestalt, sind gut färbbar und weisen eine Größe von 2 bis 3 μ auf (Abb. 28). In den Bindegewebssträngen, welche die Kanälchen umgeben, lagern Spermatozyten in ver-

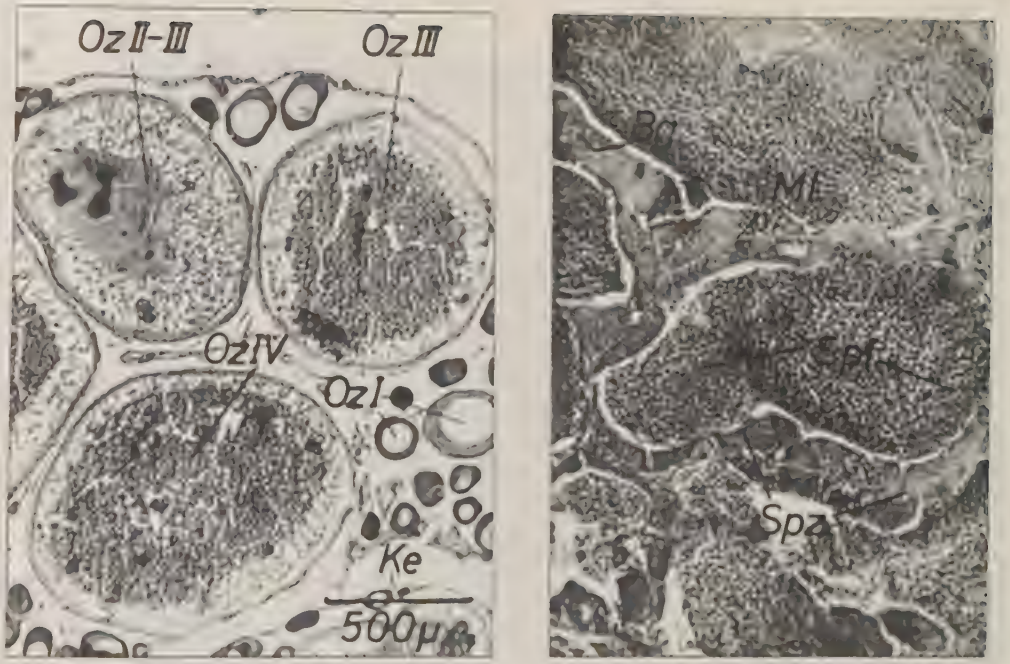

Abb. 28. Schnitt durch Ovar und Hoden des Karpfenzwitters. Bg Bindegewebe, Ke Keimepithel, Ml Mittellamelle, Oz I-IV Oozyten der Phase I-IV, Spt Spermatiden, Spz Spermatozyten.

schiedenen Entwicklungsstadien. Deutlich ist im Bindegewebe die Mittellamelle zu sehen (KÖPPL 1955).
Das ganze Bild entspricht ungefähr dem Hoden eines zweisömmerigen Milchners.
Im Anschluß an eine solche Untersuchung drängt sich sofort die Frage nach der Entstehung solcher Zwittergonaden auf. Sie ist bis jetzt noch unklar. Vielleicht beginnt auf äußere oder innere Reize hin sich undifferenziertes embryonales Material zu entwickeln und bildet dann innerhalb einer bereits determinierten Gonade Keimzellenbezirke eines entgegengesetzten Geschlechtes aus. Auch Regenerationserscheinungen von Verletzungen könnten eine Rolle spielen. WUNDER wies dies direkt im Versuch nach. In einer 1953 erschienenen Arbeit über die Regeneration innerer Organe wird ein Rogner beschrieben, dem beide Ovarien operativ entfernt worden waren. Der Karpfen wurde wieder ausgesetzt und später erneut gefangen. Statt des Ovars hatte sich an verschiedenen Stellen Hoden vollkommen neu gebildet!
Aber auch bei einseitiger Entfernung des Ovars treten interessante Erscheinungen auf. Zunächst erfolgt die Regeneration so, daß sich kleine Herde bilden, die nach und nach wachsen. Wenn die einzelnen Partikel wieder so groß geworden sind, daß sie sich berühren, tritt eine Verwachsung ein, so daß wieder der geschlossene Gonadenstrang entsteht.
Während der Regeneration eines Organteiles ist zu beobachten, daß sich der andere stark vergrößert, also einen Teil der Funktionen übernimmt. Dieses Phänomen wird auch als kompensatorische Hypertrophie bezeichnet.

ZUSAMMENFASSUNG

Die vorliegenden Untersuchungen stellen einen Beitrag zur genaueren Kenntnis des Karpfenovars dar.
Es wurden 441 Fische untersucht, die zum größten Teil aus Teichwirtschaften des Bundesgebietes, vor allem aus dem Aischgrund und der Oberpfalz stammten.
Die Arbeit gliedert sich in einen morphologischen, einen metrischen und einen histologischen Teil.
Im morphologischen Teil werden die makroskopisch sichtbaren Gegebenheiten der einzelnen Altersklassen festgehalten. Beim K_1 ist das Organ von untergeordneter Bedeutung, beim K_2 wächst es heran, tritt beim K_3 deutlich in Erscheinung und erreicht beim K_4 den Reifegrad. Diese Angaben gelten für die Zuchtform des Karpfens in Mitteleuropa. Außerdem wird auf morphologische Sonderfälle und den Laichverhalt eingegangen.
Der metrische Teil beleuchtet Gewichtsverhältnisse der einzelnen Organe untereinander und im Verhältnis zum Körpergewicht des Fisches. Das durchschnittliche Rogengewicht beträgt beim K_1 unter 1 g, beim K_2 4,3 g (1,1 %), beim K_3 19,8 g (2,0 %), beim K_4 116,6 g (8,7 %), beim K_5 272,8 g (12,4 %) und beim K_6 920 g (19,8 %).
Außerdem lassen sich zwei Durchschnittswerte über die Fruchtbarkeit des Karpfens angeben. Ein Gramm Rogen enthält im Durchschnitt 1000 Eier und pro kg Fischgewicht lassen sich etwa 200 000 Eier angeben.
Der histologische Teil behandelt den Feinbau des Ovars. Zunächst werden die Chromosomenverhältnisse geschildert (104 im diploiden Satz). Dann erfolgt eine Einteilung der Oozyten in vier Phasen. Die Strukturveränderungen während des Wachstums werden dargelegt, Bildung des Follikelepithels, der Rindenvakuolen, der Kortikalschicht

und des Dotters beschrieben. An Hand dieser Ergebnisse wird auf die histologischen Verhältnisse bei den einzelnen Altersklassen eingegangen.
Zum Thema pathologische Follikelatresie wird eine fortlaufende Bilderserie geliefert, die die einzelnen Phasen zeigt.
Den Abschluß bildet die Behandlung eines Karpfenzwitters. Ovar und Hoden werden verglichen und Probleme der Regeneration gestreift.

LITERATURVERZEICHNIS

AGASSIZ u. VOGT: Anatomie des Salmones. Neuchâtel 1845

AMLACHER, E.: Beitrag zur Anatomie der Karpfenleber (Cyprinus carpio L.). Z. Fischerei 3, 311-336 (1954)

ANCONA, U. d': Ermafroditismo ed intersessualita nei Teleostei. Experientia 5, 381-389 (1949)

ARNDT, E.A.: Histologische und histochemische Untersuchungen über die Oogenese und bipolare Differenzierung von Süßwasserteleosteern. Protoplasma 47, 1-36 (1956)

- Über die Rindenvakuolen der Teleosteeroozyten. Z. Zellforsch. 51, 209-224 (1960 a)
- Die Aufgaben des Kerns während der Oogenese der Teleosteer. Z. Zellforsch. 51, 356-378 (1960 b)
- Untersuchungen über die Eihüllen von Cypriniden. Z. Zellforsch. 52, 315-327 (1960 c)

ARONSON, L.R. u. A.M. HOLZ-TUCKER: Ovulation in the Mouthbreeding Cichlid Fish, Tilapia macrocephala. The Anatomical Record 105, (3) 568-569 (1949)

BAUCH, G.: Die einheimischen Süßwasserfische. Melsungen 1961

BERTIN, L.: Sexualité et fécondation. In GRASSE: Traité de Zoologie 13 (2), Agnathes et Poissons, 1584-1652 (1958)

BRETSCHNEIDER, L.H. u. J.J. DUYVENE DE WIT: Sexual Endocrinology of Non-Mammalian Vertebrates. Amsterdam 1947

BROCK, J.: Beiträge zur Anatomie und Histologie der Geschlechtsorgane der Knochenfische. Morph. Jahrb. 4, 505-572 (1878)

BROEK, VAN DEN, A.J.P.: Gonaden und Ausführungsgänge. Handb. d. vergl. Anat. d. Wirbeltiere Bd. 6, Berlin 1933

BÜHLER, A.: Rückbildung der Eifollikel bei Wirbeltieren. I. Fische. Morph. Jahrb. 30, 377-452 (1902)

BUSNITA, T. et GAVRILESCU: Einige Angaben über Eieranalysen in Verbindung mit der Anpassung der Fische an verschiedene salzhaltige Umgebungen. Bull. Sect. Sci. Acad. Roumaine 15, 208-215 (1932)

CAVOLINI: Über die Erzeugung der Fische und Krebse. (Deutsche Übers. von ZIMMERMANN). Berlin 1792

CHAMPY, C. et P. GLEY: Observations cytologiques sur les ovocytes des poisson et de quelques vertébrés. Arch. Anat. micr. Morph. exp. 19, 241-308 (1923)

CHAUDRY, H.S.: Nuclear activity in the oocytes of some marine teleostean fishes. J. roy. micr. Soc. 71, 87-93 (1951)

- The origin and structure of the zona pellucida in the ovarian eggs of teleosts. Z. Zellforsch. 43, 478-485 (1956)

CHOPRA, H.C.: A morphological and histochemical study of the oozytes of the fish Ophiocephalus punctatus with particular reference to lipids. Quart. J. micr. Sci. 99, 149-158 (1958)

COOPER, J.L.: A histological study of the reproductive organs of crappies, Pomoxis nigro-maculatus and Pomoxis annularis. Trans. Amer. micr. Soc. 71, 393-404 (1952)

CORTI, U.A.: Prozentuale Fischorgangewichte. Schweiz. Z. Hydrol. 12, 17-34 (1950)

COSTA: Fauna del regno di Napoli. Pesci I. Napoli 1850

CUERRIER, J.-P.: Un cas d'hermaphrodisme chez la carpe allemande. Ann. de l'ACFAS 13, 100 (1947)

CUNNINGHAM, J.T. u. A. OXON: On the histology of the ovary and of the ovarian ova in certain marine fishes. Quart. J. micr. Sci. 40, 101-164 (1898)

CUVIER u. VALENCIENNES: Histoire naturelle des Poissons. Bd. 1, Paris 1828

DUBRAVIUS, J.: De piscinis et piscium qui in eis aluntur naturis libri V. (1547, 1552, 1559, 1596, 1671). Deutsche Übers. WÜSTNER u. KOLLMANN: "Johannes Dubravius' Buch von den Teichen und den Fischen, welche in denselben gezüchtet werden". Wien 1906

DUFOSSE: De l'hermaphrodisme chez le Serran. Ann. sci. nat. 5, 295 (1856)

EGGERT, B.: Entwicklung und Bau der Eier von Salarias flavo-umbrinus Rupp. Zool. Anz. 83, 241-253 (1929)

- Die Geschlechtsorgane der Gobiiformes und Blenniiformes. Z. wiss. Zool. 139, 249-558 (1931)

EIGENMANN, C.H.: On the egg-membrane and micropyle of some osseous fishes. Bull. mus. comp. Zool 19, 129-155 (1890)

EINSELE, W.: Über das Endalter unserer Süßwasserfische. Österr. Fischerei H. 3/4, 25-31 (1956)

EL-BOLOCK, A.R.M.: Auffallend kleine reife Rogner beim Karpfen. Fischwirt 3, 6 S. (1963)

FAURE-FREMIET, M.E. et H. GARRAULT: Les substances grasses et lipoides de l'oeuf ovarien de Carpe (Cyprinus carpio L.). Bull. Soc. chim. biol. 4, 429-434 (1922)

FELIX, W. u. BÜHLER: Die Entwicklung der Harn- und Geschlechtsorgane. In HERTWIG: Handb. d. vergl. u. exp. Entw. d. Wirbeltiere. Bd. 3, Jena 1906

FRANZ, V.: Die Eiproduktion der Scholle (Pleuronectes pl.). Wiss. Meeresunters. Abt. Helgol. 9, 61-141 (1910)

GERARD, P.: Organes reproducteur. In GRASSE: Traité de Zoologie 13 (2), Agnathes et Poissons, 1565-1584 (1958)

GERBILSKI, N.: The development of the mirror-carp's ovocytes and its dependence on temperature. Arch. Russ. Anat., Hist. et Embryol. 21 (2), 241-276 (1939)

GOLDSCHMIDT, R.: Die sexuellen Zwischenstufen. Berlin 1931

GÖTTING, K.-J.: Beiträge zur Kenntnis der Grundlagen der Fortpflanzung und zur Fruchtbarkeitsbestimmung bei marinen Teleosteern. Helgol. wiss. Meeresunters. 8, 1-41 (1961)

HALLER, B.: Über den Ovarialsack der Knochenfische. Anat. Anz. 27, 225-238 (1905)

HIRSCHENBLATT, J.D.: L'action des hormones hypophysaires des Poissons sur les femelles des mammiferes. Dokl. Akad. Nauk. SSSR 66, 746-748 (1949)

HIS, W.: Untersuchungen über das Ei und die Eientwicklung bei Knochenfischen. Leipzig 1873

HÜBNER, H.: Die Wirbelsäule des Karpfens (Cyprinus carpio L.) Z. Fischerei 10, 429-505 (1961)

HYRTL, J.: Beiträge zur Morphologie der Urogenitalorgane der Fische. Denkschr. d. Wiener Akad. d. Wiss. 1, 391-411 (1850)

JÜNGERSEN, H.F.: Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Geschlechtsorgane bei den Knochenfischen. Arb. aus d. Zool. Inst. Würzburg 9, (1889)

KINNE, O.: Eingeschlechtliche Fischpopulationen. Naturw. Rdsch. 14, 400-401 (1961)

KLUST, G.: Über den Bau und die Entwicklung des Darmes von Cyprinus carpio L. Intern. Rev. d. Ges. Hydrobiol. 39, 498-530 (1939), 40, 88-173 (1940)

KONOPACKA, B.: Recherches histochimiques sur le développement des poissons. I. La vitellogénèse chez le Goujon (Gobio fluviatilis) et la Carpe (Cyprinus carpio L.). Bull. int. Acad. pol. Cl. Sci. math. nat., Sér. B (Krakau) 2, 163-182 (1935)

KÖPPL, E.: Untersuchungen über die männlichen Fortpflanzungsorgane des Karpfens (Cyprinus carpio L.). Z. Fischerei 4, 421-481 (1955)

KRAFT, A. von u. H.M. PETERS: Vergleichende Studien über die Oogenese in der Gattung Tilapia (Cichlidae). Z. Zellforsch. 61, 434-485 (1963)

KRAFT, A. von, NUMANN, W. u. H.M. PETERS: Untersuchungen über die Fruchtbarkeit des Blaufelchens (Coregonus wartmanni Bl.) im Bodensee. Schweiz. Z. Hydrol. 25, 84-118 (1963)

LE CREN, E.D.: The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weigth and condition in the Perch (Perca fluv.). I. Anim. Ecol. 20, 201-219 (1951)

LEREBOULLET A.: Recherches sur l'anatomie des organes génitaux des animaux vertébrés. Verh. d. kais. leop.-carol. Akad. d. Naturfr. 15, 1-228 (1851)

LEYDIG, F.: Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere. Frankfurt 1857

LICKTEIG, A.: Beitrag zur Kenntnis der Geschlechtsorgane der Knochenfische. Z. wiss. Zool. 106, 228-288 (1913)

LIEDER, U.: Chromosomenstudien an Knochenfischen II: Über die Chromosomenzahl und -morphologie der Plötze (Leuciscus rutilus L.) und einige ihrer Bastarde mit anderen Cypriniden. Z. Fischerei 3, 375-382 (1954)

- Männchenmangel und n türliche Parthenogenese bei der Silberkarausche (Carassius auratus gibelio). Naturwiss. 42, 590 (1955)

LOHMANN, H. u. H. MANN: Über Organgewichte bei Karpfen. Archiv Fischereiwiss. 8, 1-11 (1957)

MAKINO, S.: The chromosomes of the carp, Cyprinus carpio, including those of some related species of Cyprinide for comparision. Cytologia Tokyo 9, 430-440 (1938)

MANN, H.: Ein Karpfen mit Eierstockzyste. Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde 17, 85-87 (1936)

MARTIN-SAINT-ANGE, G.-J.: Etude de l'appareil réproducteur dans les cinq classes d'animaux vertébrés. Paris 1854

MEIEN, W.A.: Zur Frage des Jahreszyklus der Veränderungen der Eierstöcke bei den Knochenfischen. Bull. Acad. Sci. l'URSS (Sér. biol.) 3, 389-420 (1939)

MEIER, C.: Untersuchungen über die Verfettung der Leber des Karpfens (Cyprinus carpio). Z. Fischerei 10, 29-68 (1961)

MEISENHEIMER, J.: Geschlecht und Geschlechter im Tierreich. Bd. II: Die allgemeinen Probleme. Jena 1930

MÜLLER, J.: De glandularum secernentium structura penitiori. Lipsiae 1830, 105 (1830)

MULSOW, K.: Über zwei Fälle von Ovarialzysten bei Fischen. Allg. Fisch. Ztg. 37, 206-208 (1912)

NECRASOV, O. u. G. GHEORGHIU: Sur un cas d'hermaphroditisme chez la carpe (Cyprinus carpio L.). Rev. Roumaine de Biologie (Sér. Zool.) 10, 85-88 (1965)

NIKOLSKI, G.W.: Spezielle Fischkunde. Berlin 1957

PETERS, H.M.: Über die Beziehungen zwischen Eizahl und Eigewicht bei Fischen. Z. Naturforschg. 14, 584-592 (1959)

- Eizahl, Eigewicht und Gelegeentwicklung in der Gattung Tilapia (Cichlidae). Int. Rev. ges. Hydrobiol. 48, 547-576 (1963)

PLACK, P.A.: Vitamin A compounds in the ovaries of the cod (Gadus morrhua) from the arctic. J. mar. biol. Ass. U.K. 41, 617-630 (1961)

PREVOST: De la génération chez le Séchot (Mullus gobio). Ann. Sci. nat. 19, 165 (1830)

PROBST, E.: Die künstliche Befruchtung bei Karpfen und Schleie. Fischereiztg. 40, 392-395, 404-409 (1937)

- Das Ablaichen der Karpfen. Allg. Fisch. Ztg. 81, 460-464 (1956)

- Der Zwanzigpfündige. Allg. Fisch. Ztg. 8, 147 (1956)

RATHKE, H.: Über den Darmkanal und die Geschlechtsteile der Fische. Bd. 1, Halle 1824

REICHLE, G.: Die makroskopische und mikroskopische Anatomie der Niere des Karpfens (Cyprinus carpio L.). Z. Fischerei 8, 295-350 (1959)

RETZIUS, G.: Zur Kenntnis der Hüllen und besonders des Follikelepithels an den Eiern der Wirbeltiere. Biol. Unters. 17, 1-52 (1912)

ROMER, A.S.: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Hamburg u. Berlin 1959

SCHÄPERCLAUS, W.: Lehrbuch der Teichwirtschaft. Berlin 1961

SPEK, J.: Die bipolare Differenzierung des Protoplasmas des Teleosteer-Eies und ihre Entstehung. Protoplasma 18, 497-545 (1933)

STAFF, F.: Produktivität der Karpfen an Eiern. Allg. Fisch. Ztg. 35, 312-313 (1910)

STANNIUS: Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere. Berlin 1854

STEFFENS, W.: Die Wirkung von Hypophyseninjektionen auf Laichkarpfen. Dtsch. Fischereiztg. 4, 83-87 (1957)

- Der Karpfen. Neue Brehm-Bücherei. Wittenberg-Lutherstadt 1962

- Vergleichende anatomisch-physiologische Untersuchungen an Wild- und Teichkarpfen (Cyprinus carpio L.). Z. Fischerei 12, 725-800 (1964)

STEPHAN, P.: Hermaphroditisme chez les vertébrés. Ann. Fac. Sci. 12, (1902)

STERBA, G.: Über die Struktur der Eihüllen bei einigen Knochenfischen. Naturwiss. 44, 187 (1957)

- Zur Differenzierung der Eihüllen bei Knochenfischen. Z. Zellforsch. 46, 717-728 (1957)

- Die Eihüllen des Schmerlen-Eies. Z. mikr.-anat. Forsch. 63, 581-588 (1958)

- Zur elektronenmikroskopischen Struktur der Kortikalmembran der Knochenfischeier. Naturwiss. 46, 93 (1959)

STERBA, G. u. H. MÜLLER: Elektronenmikroskopische Untersuchungen über die Bildung und Struktur der Eihüllen der Knochenfische. I. Die Hüllen junger Oozyten von Cynolebias belotti Steindachner (Cyprinodontidae). Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. 80, 65-80 (1962)
II. Die Eihüllen jüngerer und älterer Oozyten von Cynolebias belotti Steindachner (Cyprinodontidae). Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. 80, 469-488 (1962)

SUWOROW, K.K.: Allgemeine Fischkunde. Berlin 1959

SVÄRDSON, G.: Natural selection and egg-number in fish. Rep. from the Institute of Fresh-water Research Drottningholm 29, 115-122 (1949)

SWANSON, C.: Die Zelle. Stuttgart 1964

SYRSKI, W.P.: De piscium osseorum organis genitalibus. Kosmos I. Lemberg 1876

TIEDEMANN u. TREVIRANUS: Zeitschrift für Physiologie. Darmstadt 1826

TOPF, W.: Über die Blutbildung und Blutbildungsstätten beim Karpfen (Cyprinus carpio). Z. Fischerei 4, 257-288 (1955)

VIVIEN, J.: Les glandes endocrines. In GRASSE: Traité de Zoologie 13 (2) Agnathes et Poissons, 1528-1544 (1958)

VOGT, C. u. PAPPENHEIM: Recherches sur l'anatomie comparée des organes de la génération chez les animaux vertébrés. Premiere partie: Des Organes de la génération des poissons. Ann. sci. nat. (Zool.) 11, 331-369 (1859)

WALDEYER, W.: Eierstock und Ei. Ein Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Sexualorgane. Leipzig 1870

WALLACE, W.: Observations on ovarian ova and follicles in certain teleostean and elasmobranch fishes. Quart. J. micr. Sci. 47, 161-213 (1904)

WHEELER, J.F.G.: The growth of the egg in the Dab (Pleuronectes limanda). Quart. J. micr. Sci. 68, 641-660 (1924)

WICKLER, W.: Der Haftapparat einiger Cichliden-Eier. Z. Zellforsch. 45, 304-327 (1956)

- Das Ei von Blennius fluviatilis Asso = (Blennius vulgaris). Z. Zellforsch. 45, 641-648 (1957)

WOYNAROWICH, E.: Die künstliche Fortpflanzung des Karpfens. Acta agronomica 3, 423-441 (1953)

WUNDER, W.: Experimentelle Erzeugung des Hochzeitskleides beim Bitterling (Rhodeus amarus) durch Einspritzung von Hormonen. Z. vergl. Physiol. 13, 696-708 (1931)

- Das verschiedene Wachstum von Milchner und Rogner und seine Bedeutung für die Zucht. Z. Fischerei 32, (1934)

- Das Gewicht von Milch und Rogen, sowie von Leber und Darm bei verschieden alten Karpfen. Z. Fischerei 34, 485-497 (1936)

- Physiologie der Süßwasserfische. Stuttgart 1936

- Fortschrittliche Karpfenteichwirtschaft. Stuttgart 1949

- Experimentelle Untersuchungen über die Regeneration innerer Organe (Hoden, Ovar, Milz) beim Karpfen (Cyprinus carpio L.). Rouxsches Archiv f. Entwickl.-Mech. 146, 407-420 (1953)

CURRICULUM VITAE

Ich, Hanspeter Brunhübner wurde am 16. August 1938 als Sohn des Verwaltungsangestellten Fritz Brunhübner und seiner Ehefrau Margarete Ruth in Nürnberg geboren.
1945 trat ich im Alter von 7 Jahren in die Städtische Volksschule in Nürnberg ein.
Ein Jahr später wechselte ich zur eben eröffneten Rudolf-Steiner-Schule, einer einheitlichen Volks- und Höheren Schule, über.
Im Juli 1958 legte ich als Externer dieser Schule am Realgymnasium Nürnberg die Reifeprüfung ab.
Vom 1. Oktober 1958 bis 30. September 1959 leistete ich meinen Grundwehrdienst ab.
Im Oktober 1959 immatrikulierte ich mich als ordentlicher Student der Naturwissenschaften (Chemie-Biologie) an der Universität Erlangen-Nürnberg.
Von 1963 bis 1967 war ich Doktorand bei Herrn Prof. Dr. W. Wunder, dem Leiter der Teichwirtschaftlichen Untersuchungsstelle am Zoologischen Institut der Universität Erlangen-Nürnberg.
1965 verlor ich unerwartet meinen Vater.
Im April 1967 legte ich die Diplom-Biologen-Prüfung ab.

Offsetdruck - Fotodruck
Josef Hogl
8520 Erlangen, Hauptstr. 109, (Nähe Martin-Luther-Platz,) Tel. 22990

Offsetdruck-Fotodruck

J. Hogl, 852 Erlangen, Hauptstr. 109, (Nähe Martin-Luther-Platz) Tel. 22990